
G
R
DIEU
ET
MON
DROIT

# HEREDITAS

# HEREDITAS

## GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTOR: ROBERT LARSSON







BAND XII 1929

LUND 1929, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

# INNEHÅLL.

*UTGIVNINGSDAGAR 1929:*

*1:a—2:a häft., pag. 1—222, den 12 mars 1929,*
*3:e » » 223—357, » 31 juli 1929.*

# CHROMOSOMENRINGE IN PISUM UND IHRE MUTMASSLICHE GENETISCHE BEDEUTUNG

VON *ARTUR HÅKANSSON*
LUND

IN den letzten Jahren wurde die Erbse seitens verschiedener Forscher zum Gegenstand einer genetischen Analyse gemacht. Betreffs der Koppelungsverhältnisse der bisher untersuchten Genen ist man dabei zu Ergebnissen gelangt, die mit der von den *Drosophila*-Forschern ausgebauten Chromosomentheorie der Vererbung weniger gut in Einklang gebracht werden können. Solche Abweichungen von dem *Drosophila*-Schema sind das Vorkommen von mehr unabhängig von einander spaltenden Genen oder Koppelungsgruppen als die haploide Chromosomenzahl (siehe z. B. SVERDRUP 1927) und das eigentümliche Verhältnis, dass die gleichen Genen in verschiedenen Kreuzungen verschiedenen Koppelungsgrad zeigen (HAMMARLUND 1923, 1927—28, RASMUSSON 1927—28).

Grosses Aufsehen haben die Befunde HAMMARLUND's (l. c.) über die Koppelungsverhältnisse der Genen *A* (= Grundfaktor für Blütenfarbe, verursacht violette Blüten) und *Gp* (= Faktor für grüne Hülsen) erregt. Diese Genen waren in den meisten von ihm untersuchten Linien von einander frei, in einer Linie (die K-Linie) waren sie aber stark gekoppelt. Bei der Kreuzung von violettblütigen, grünhülsigen Pflanzen einer der ersten Linien (die F-Linie) mit weissblütigen, gelbhülsigen Doppelrezessiven bekam er Spaltung im Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1, in der Kreuzung K-Linie × doppelrezessiver Typus aber einen so grossen Überschuss von violettblütigen, grünhülsigen und weissblütigen, gelbhülsigen Pflanzen, dass es offenbar war, dass die Genen *A* und *Gp* hier so stark gekoppelt waren, dass die Gametenfrequenz sich 63 : 1 : 1 : 63 statt 1 : 1 : 1 : 1 näherte. Durch besondere Kreuzungen zeigte HAMMARLUND, dass die Faktoren für violette Blüten und für grüne Hülsen in der K-Linie die gleichen sind wie in der F-Linie, wodurch die Vermutung hinfällig wurde, dass in den beiden Linien die gleiche phänotypische Wirkung von verschiedenen Genen

hervorgerufen wird. Die Faktoren *A* und *Gp* sind also teils frei (F-Linie), teils stark gekoppelt (K-Linie).

An Versuchen diese Eigentümlichkeit zu erklären hat es nicht gefehlt. HAMMARLUND selbst ist der Meinung, dass es, wenn man sich der Chromosomentheorie ohne Vorbehalt anschliesst, notwendig ist das Vorhandensein eines besonderen Gens, *K*, zu postulieren, das die Koppelung der fraglichen Genen beeinflusst. Bei der Annahme, *K* verursache die freie Kombination, *k* die Koppelung, stosst man aber auf Schwierigkeiten die Kreuzungsergebnisse zu erklären, wenn man nicht gleichzeitig annimmt, dass *K* mit den anderen Genen gekoppelt ist (HAMMARLUND 1927—28, S. 324—325). Verschiedene Forscher haben auch vermutet, dass *A* und *Gp* in der F-Linie eigentlich lose gekoppelt sind, also wie in der K-Linie im gleichen Chromosom liegen, und dass ein Gen, ev. mit *A* und *Gp* gekoppelt, die Koppelung beeinflusst. Ich will dazu bemerken, dass man sich auch denken kann, die Genen liegen in beiden Linien im gleichen Chromosom, aber an verschiedenen Stellen, in der F-Linie also sehr weit auseinander, in der K-Linie näher. Die verschiedene Koppelung wäre dann nicht durch ein Gen, sondern durch verschiedene Abstände bedingt. Andere Forscher suchten die Befunde mit der Chromosomentheorie durch die Annahme in Einklang zu bringen, dass *A* und *Gp* in der F-Linie in verschiedenen und in der K-Linie im gleichen Chromosom lägen, dass also in der K-Linie eine Translokation von einem Chromosomsegment von einem Chromosom zu dem anderen stattgefunden habe. Andere meinen, die Ergebnisse HAMMARLUND's seien mit der Chromosomentheorie unvereinbar.

Ein genaues Studium über den Verlauf der Reduktionsteilung bei der Erbse könnte möglicherweise, so glaubte ich, Verhältnisse zutage bringen, die die mit der Chromosomentheorie scheinbar unvereinbaren Tatsachen erklären würden. Ich habe also eine Untersuchung des Materials von HAMMARLUND begonnen, das mir gütigst zur Verfügung gestellt worden ist. Die Erbse ist Fixiermittel gegenüber etwas launenhaft, ich habe jedoch im letztverflossenen Sommer gute Fixierungen von mehreren Formen bekommen, so dass die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen studiert werden konnte. Dabei zeigte es sich, dass verschiedene Pflanzen betreffs des Verhaltens ihrer Chromosomen in der heterotypischen Meta- und Anaphase verschieden waren. Bei der Mehrzahl waren die vierzehn Chromosomen zu sieben Doppelchromosomen vereint, bei den anderen waren nur fünf Doppelchromosomen vorhanden, vier Chromosomen traten zur Bildung eines grösse-

ren Chromosomenkomplexes zusammen, der meist wie ein geschlossener Ring aussah. Es ist allerdings notwendig, dass die Fixierung einigermassen gut gelungen ist, denn sonst sind die Chromosomen zu stark kontrahiert und liegen zu dicht gedrängt, um das Vorhandensein des Ringes konstatieren zu können. Am deutlichsten ist der Ring am Ende der Metaphase, wenn die Chromosomen langgestreckt sind, zu sehen.

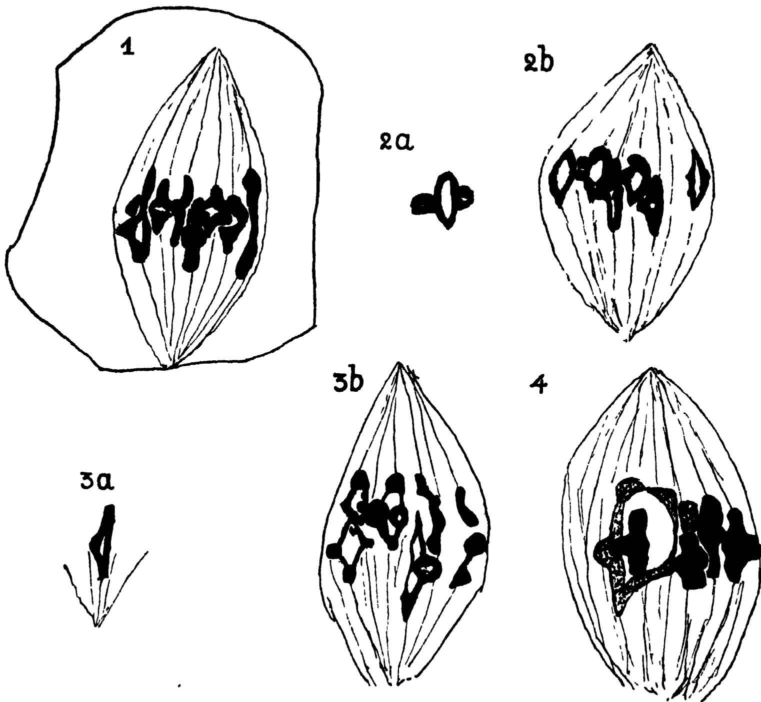



Fig. 1—4. — Heterotypische Metaphase von *1*: der K-Linie. — *2 a* und *b*: der F-Linie. — *3 a* und *b*: der Pflanze 439/2 aus $F_2$ der Kreuzung K-Linie × F-Linie. — *4 a* und *b*: der Pflanze 439/3 aus $F_2$ der Kreuzung K-Linie × F-Linie. (Vergr. 2000.)

In der freien wie in der gekoppelten Linie habe ich nur sieben Gemini beobachtet. Drei Vegetationsperioden habe ich Material gesammelt, niemals habe ich aber Ringbildung der Chromosomen gefunden. Irgend eine Verschiedenheit im Aussehen oder Verhalten der Chromosomen in den beiden Linien habe ich nicht mit Sicherheit konstatieren können. Fig. 1—2 zeigen die Chromosomen während der heterotypischen Metaphase. Wie ersichtlich haben die Gemini meist einen ziemlich komplizierten Bau, bilden selten einfache Ringe, sondern die gepaarten Chromosomen sind in verschiedener Weise in Kon-

takt (siehe auch Fig. 6). Ich beabsichtige nicht hier eine nähere morphologische Analyse der Gemini-Formen zu liefern. Sie zeigen Ähnlichkeiten mit den »Staurosomen» von *Allium ursinum* (CHODAT 1925) oder anderen Liliaceen. Das Vorhandensein von wahren Chiasmen in den Chromosomen habe ich noch nicht konstatiert, werde aber meine Aufmerksamkeit darauf lenken. Im Tierreich sind solche komplizierte »Tetraden» häufig. Individuelle Verschiedenheiten im Aussehen der Gemini sind, wie es scheint, vorhanden, die Form jedes Geminus ist aber nicht konstant, sondern variiert etwas. Zwei Gemini sind doch

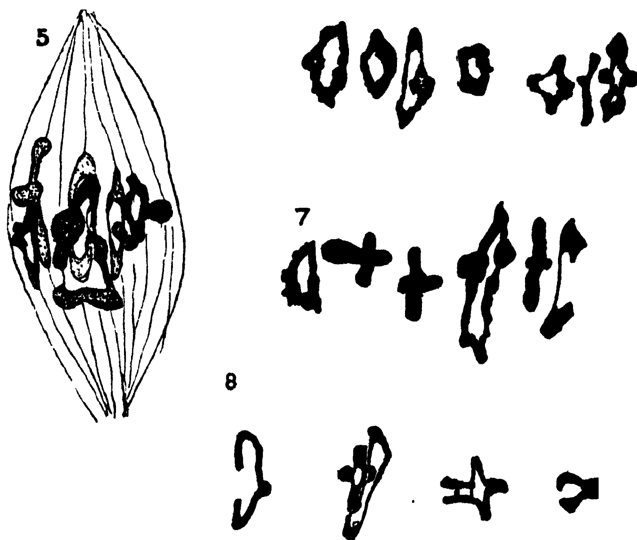



Fig. 5—8. *5*: heterotypische Metaphase von 439/3. — *6*: die Chromosomen in einer heterotypischen Metaphase der K-Linie. — *7*: desgl. der 439/3. — *8*: Anaphasechromosomen der F-Linie. (Vergr. 2000.)

ringförmig, mit keinen oder nur undeutlichen Querarmen, eines hat gewöhnlich grosse Querarme, die anderen haben meistens einen, seltener zwei Querarme, deren Grösse variiert, die jedoch gewöhnlich ziemlich klein sind. Das Auseinanderweichen gepaarter Chromosomen zeigt Fig. 8. Die Chromosomen sind hierbei oft sehr langgestreckt.

Material von zwei der untersuchten Pflanzen der $F_2$-Generation aus einer Kreuzung zwischen der F-Linie und der K-Linie erwies sich als gut fixiert. Ich habe leider die $F_1$ dieser Kreuzung nicht untersuchen können, aber in $F_2$ hat man nach HAMMARLUND eine Spaltung zu erwarten, indem teils Pflanzen mit freier Kombination, teils mit Koppelung auftreten sollen, was durch Kreuzungen mit dem Doppel-

rezessiven festzustellen ist. Es zeigte sich, dass in den beiden von mir untersuchten Pflanzen die Reduktionsteilung verschieden verlief. In der einen, 439/2, waren wie gewöhnlich sieben Doppelchromosomen vorhanden (Fig. 3), in der anderen, 439/3, aber der erwähnte Chromosomenkomplex (Fig. 4).

In keiner Pollenmutterzelle der letztgenannten Pflanze fand ich sieben Gemini, dagegen konnten in gut fixierten Zellen immer der Komplex und fünf Gemini beobachtet werden (Fig. 4, 5), diese Anordnung ist offenbar normal immer vorhanden. Bisweilen war der Ring offen (Fig. 9). Der Ring hatte meistens das Aussehen von Fig 4. An der einen Seite hat er eine Verdickung. Seltener war eine

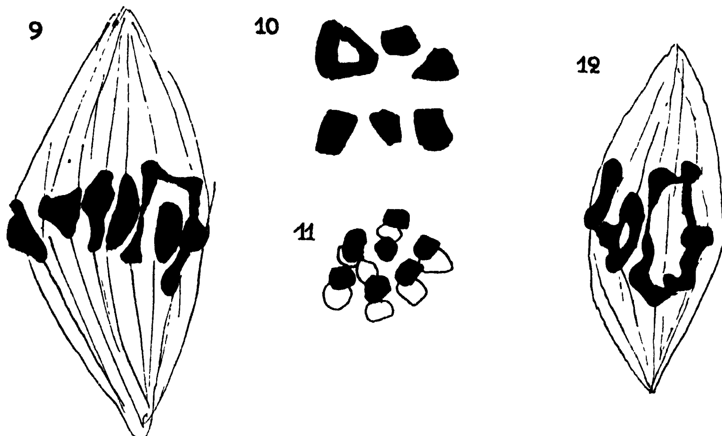



Fig. 9—12. — *9*: heterotypische Metaphase der 439/3. — *10*: desgl. Quergeschnitten. — *11*: quergeschnittene heterotypische Anaphase der 439/3. — *12*: heterotypische Metaphase der K-Linie × doppelrezessiver Typus. (Vergr. 2000.)

kleinere solche auch an der anderen Seite zu sehen (Fig. 5). Dies relativ konstante Aussehen des Ringes deutet darauf hin, dass er immer von den gleichen Gemini gebildet ist, was ja ohnehin das wahrscheinlichste ist, und weiter, dass einer der ringähnlichen Gemini in der Komplexbildung teilnimmt, in denen ja Querarme seltener sind. Die vier Ringchromosomen sind nicht wie bei den Oenotheren in der Kernspindel im Zickzack geordnet, vielmehr gehen in der heterotypischen Anaphase benachbarte Chromosomen zu demselben Pole. In dieser Hinsicht nehmen die von KIHARA (1927) entdeckten Chromosomenringe bei *Rumex acetosella,* in denen beide Anordnungen vorkommen können, eine vermittelnde Stellung ein. Infolge der Komplexbildung bekommt man in der quergeschnittenen

Metaphase nur sechs Einheiten zu sehen (Fig. 10). In der Anaphase haben wir aber sieben Chromosomen in jeder Gruppe (Fig. 11), die Ringchromosomen sind jetzt getrennt, ihre Verbindung war nur temporär.

Eine ganz ähnliche Chromosomenanordnung kommt in der heterotypischen Metaphase in $F_1$ der K-Linie × Doppelrezessive (Fig. 12) vor. Die untersuchten Pflanzen stammten aus der Kreuzung Doppelrezessive × (Doppelrez. × K-Linie), in der ja alle violettblütigen Pflanzen gleich $F_1$ sind. Die beiden Faktoren *A* und *Gp* sind in diesen Pflanzen gekoppelt. Die Fixierung war hier schlechter ausgefallen, und ich kann daher nicht sagen, ob der Ring in allen Pollenmutter-

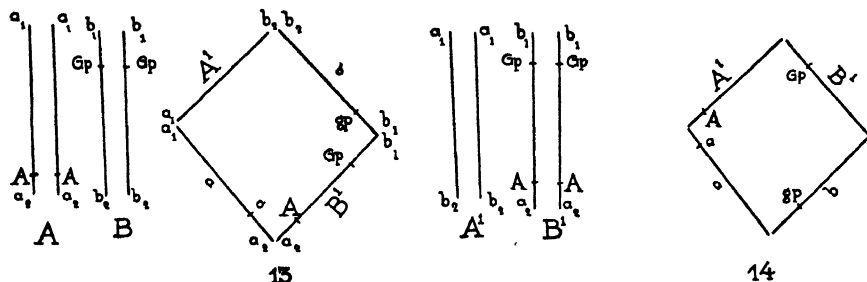



Fig. 13 14. *13*: die Chromosomen *A* und *B* in der heterotypischen Metaphase der F-Linie, der K-Linie × Doppelrezessive und der K-Linie nach der Alternative II, die jedoch die Kreuzungsergebnisse nicht erklärt. $a_1$ und $a_2$ bedeuten die beiden Enden des Chromosoms *A*, $b_1$ und $b_2$ denen des Chromosoms *B*. Zwischen $a_1$ und $a_1$ wird eine besondere Anziehung angenommen, desgl. zwischen $a_2$ und $a_2$ usw., wodurch die Chromosomenbindungen in der heterotypischen Teilung zustandekommen. — *14*: der Ring in K-Linie × Doppelrezessive nach der Alternative I, die die Kreuzungsergebnisse erklärt.

zellen vorhanden ist. Dies dürfte wohl der Fall sein. Bisweilen wurde statt eines Ringes eine Chromosomenkette beobachtet.

In $F_1$ der F-Linie × Doppelrezessive, erhalten aus der Kreuzung Doppelrez. × (Doppelrez. × F-Linie), konnte dagegen kein Chromosomenkomplex beobachtet werden. Die beiden Faktoren zeigen in Nachkommen solcher Pflanzen freie Kombination. Schliesslich ist hinzuzufügen, dass ich auch in der doppelrezessiven Linie sieben Doppelchromosomen beobachtet habe.

Es liegt nahe anzunehmen, dass zwischen der zytologischen Eigentümlichkeit, die Ringbildung der Chromosomen, und der genetischen, die Koppelung, ein ursächlicher Zusammenhang besteht, dass also die ringbildenden Chromosomen die Genen *A* und *Gp* tragen. Fanden wir doch anormales Verhalten, wenn die Chromosomen der

K-Linie mit denen der Doppelrezessiven oder (vermutungsweise) der F-Linie zusammenkommen, während in den ursprünglichen Linien und dem Bastarde F-Linie × Doppelrezessive nur sieben Gemini gefunden wurden. Also Ringbildung bei Pflanzen die die Genen *A* und *Gp* gekoppelt an ihre Nachkommen abgeben, sonst aber nicht. Ich bin mir wohl bewusst, dass ich eine grössere Zahl verschiedener Bastardenpflanzen untersuchen sollte, um eine solche Behauptung beweisen zu können. Ich werde auch meine Untersuchungen fortsetzen, will aber schon jetzt die mögliche genetische Bedeutung des Ringes diskutieren.

Wir können die Annahme machen, dass die Genen *A* und *Gp* sowohl in der F- wie in der K-Linie in verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind. Diese Annahme nenne ich Alternative I. Der Chromosomenring bei den Bastarden bedeutet wie bei den Oenotheren, dass die ringbildenden Chromosomen nicht segregieren, sondern dass die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Regel ohne Austausch von Chromosomen sich trennen. Eine solche Chromosomenkoppelung setzt natürlich eine fixe Lage der Chromosomen im Ringe voraus. Wir nennen im Folgenden die beiden fraglichen Chromosomen der F-Linie *A* (mit dem Gene *A*) und *B* (mit dem Gene *Gp*), die entsprechenden Chromosomen der K-Linie $A^1$ und $B^1$, die der Doppelrezessiven *a* und *b*. In dem Bastard K × Doppelrez. wird der Chromosomenring $\frac{A^1B^1}{ab}$ gebildet, und von diesem die Gameten $A^1B^1$ und *ab*. Die Faktoren *A* und *Gp* sind also hier gekoppelt, als ob sie in einem Chromosom lägen (Fig. 14). Die Crossovers — die violettblütigen, gelbhülsigen und weissblütigen, grünhülsigen Pflanzen — können sowohl entstehen, wenn eine abweichende Verteilung der Ringchromosomen stattfindet, wodurch die Gameten $A^1b$ und $aB^1$ gebildet werden, also Chromosomenaustausch, als auch wenn ein Chromomerenaustausch erfolgt.

In $F_1$ der Kreuzung F-Linie × K-Linie dürfte ein Ring mit der Zusammensetzung $\frac{A^1B^1}{AB}$ vorhanden sein, und in $F_2$ hauptsächlich — wir sehen vom Chromosomenaustausch ab und berücksichtigen nur die normale Verteilung — die Pflanzen $A^1A^1B^1B^1$, *AABB* (alle ohne Ring) und 2 $A^1AB^1B$ (mit Ring) vorhanden sein, also gleich viele Pflanzen mit wie ohne Ring; beide Kategorien wurden ja gefunden (dies Zahlenverhältnis wird vielleicht durch Cromosomenaustausch etwas verschoben).

Aus der Kreuzung (K-Linie × Doppelrez.) × F-Linie bekam HAMMARLUND vier verschiedene Spaltungstypen (HAMMARLUND 1927—28). Diese sind nach der Chromosomenkoppelung zu erwarten.

Erfolgte in K × Doppelrez. normale Chromosomenverteilung, ist die Kreuzung die folgende:

$\frac{A^1B^1}{ab} \times AB =$ $A^1AB^1B$; alle in $F_2$ konstant (von HAMMARLUND wurden 62 gefunden). $AaBb$; alle spalten betreffs beider Faktoren (67 wurden gefunden).

Erfolgte dagegen Austausch, ist die Kreuzung:

$\frac{A^1b}{aB^1} \times AB =$ $A^1ABb$; alle violettblütig, spalten in Hülsenfarbe (1 wurde gefunden). $AaB^1B$; alle grünhülsig, spalten in Blütenfarbe (3 wurden gefunden).

Es ist also offenbar, dass die Annahme, der Ring bedeute wie bei den Oenotheren Chromosomenkoppelung, die bisherigen Kreuzungsergebnisse erklärt (siehe unten). Nun gibt es aber eine Schwierigkeit. Nach dem Verhalten der Chromosomen in der Anaphase müssen wir annehmen, dass im Erbsenring die Chromosomenanordnung $\frac{A^1B^1}{ab}$ vorhanden ist, bei den Oenotheren müssen dagegen im Ringe väterliche und mütterliche Chromosomen abwechseln, die Anordnung sollte also $\frac{A^1b}{aB^1}$ sein. Die Entstehung der letzteren Anordnung ist leicht zu erklären durch die Annahme, dass in einer der gekreuzten Formen Austausch zwischen nicht homologen Chromosomen stattgefunden hat (siehe BELLING 1927, HÅKANSSON 1928); eine solche Anordnung könnte dann zustandekommen, wenn in der K-Linie die Chromosomen *A* und *B* infolge gegenseitigem Austausch verändert sind. Die andere Chromosomenanordnung ist aber durch einen Austauschprozess schwierig zu erklären, und die Ursache, warum die beiden Chromosomenpaare *A* und *B* in den Bastarden Affinität zeigen, bleibt ungeklärt. (Völlig ausgeschlossen ist natürlich die Möglichkeit, dass in den »Ringpflanzen» ein Chromosom zweimal vertreten ist, ein anderes also ganz fehlt. *Pisum* hat ja eine »Grundzahl», und das Aussehen des Ringes zeigt, dass er aus zwei verschiedenen Paaren gebildet ist.)

Wenn wir aber annehmen, dass die Anordnung im Ringe $\frac{A^1b}{aB^1}$ wie bei den Oenotheren ist, dann müssen wir auch annehmen, dass in der K-Linie *A* und *Gp* im gleichen Chromosom liegen, denn sonst werden ja die beiden Genen bei der Reduktion getrennt statt gemeinsam zu wandern. Diese Annahme nenne ich Alternative II. Die veränderte Lage der Genen in der K-Linie könnte dadurch zustandegekommen sein, dass ein Austausch erfolgt ist, so, dass das eine Ende

des Chromosoms *A* mit dem entsprechenden des Chromosoms *B* Platz gewechselt hat, und gleichzeitig das Gen *A* vom Chromosom *A* in das Chromosom *B* hinübergelangt ist. In dieser Weise lässt sich die Ringbildung, wenn die Chromosomen der K-Linie mit denen der anderen Linien zusammenkommen, leicht erklären (Fig. 13). Bei der Kreuzung mit dem Doppelrezessive haben wir also Genenkoppelung und Chromomerenaustausch. Die anderen Kreuzungen lassen sich aber nicht erklären. Eine Folge des Austausches ist, dass das Chromosom $A^1$ keines der fraglichen Genen hat. Also muss $F_2$ der Kreuzung F-Linie × K-Linie betreffs des einen Charakters spalten. Wir erhalten

$A^1B$  $A^1A^1BB$; weissblütig, grünhülsig ohne Ring.
$= AAB^1B^1$; violettblütig, grünhülsig ohne Ring.
$AB^1$  $2\,A^1AB^1B$; » » mit Ring.

Es fragt sich also wie $F_2$ aussieht. Diesen Sommer hatte HAMMARLUND diese Kreuzung ausgesät, und er hat mich freundlichst mitgeteilt, dass alle Pflanzen violette Blüten und grüne Hülsen hatten. Da die Individuenzahl 2076 betrug, ist ja Spaltung ausgeschlossen, und die Alternative II kann also nicht in Betracht kommen. Nach der Alternative I kann dagegen keine Spaltung stattfinden.

Die andere Kreuzung, (K × Doppelrez.) × F, ist auch nach Alternative II unerklärbar. Überhaupt können *A* und *Gp*, wie es mir scheint, nicht in der K-Linie im gleichen Chromosom wenn sie in der F-Linie in verschiedenen liegen. Auch bei freier Kombination der Chromosomen *A* und *B* sind dann die beiden Kreuzungen unbegreiflich, bei der Anordnung $\frac{A^1B^1}{ab}$ noch die Kreuzung (K × Doppelrez.) × F.

Wir müssen also der zuerst diskutierten Alternative I den Vorzug geben, dass also in der K-Linie *A* und *Gp* in verschiedenen Chromosomen liegen, und dass die Koppelung keine Genen- sondern eine Chromosomenkoppelung darstellt, die eine Folge der Ringbildung ist. Die beiden Chromosomen benehmen sich in Kreuzungen wie ein einziges, und sind auch bei der Reduktion vereint. Die Annahme der Chromosomenkoppelung hat eine viel grössere Wahrscheinlichkeit als die, dass ein Gen, selbst mit *A* und *Gp* sehr stark gekoppelt, Koppelung hervorruft. Denn dies setzt voraus, dass *A* und *Gp* in den F-Linien im gleichen Chromosom liegen, trotzdem sie frei spalten. Wir hätten also nur ein Rätsel durch ein anderes ersetzt.

Das konstante Vorhandensein eines Ringes aus einer bestimmten Anzahl von Chromosomen ist, wenn wir von den Oenotheren absehen, eine seltene Erscheinung. In *Datura* sind aber solche aus vier Chro-

mosomen bestehend in Kreuzungen gefunden worden (BELLING 1927). *Rumex acetosella* ist schon erwähnt worden. Bei der Beschreibung der Reduktionsteilung in Artbastarden ist zwar mehrmals eine Verkettung von Chromosomen erwähnt, nicht aber regelmässige Ringe. In *Pisum* treten sie in Bastarden zwischen Linien mit normalem Verhalten der Chromosomen auf, sind also nicht von den Eltern vererbt, was eine Stütze der von mir mehrmals vertretenen Auffassung ist, dass die Chromosomenringe der Oenotheren die Folge einer Bastardierung sind.

In einer soeben erschienenen Publikation hat MULLER mitgeteilt, dass er mehrmals in X-strahlenbehandelten *Drosophila*-Kulturen Fliegen erhalten hat, die veränderte Koppelung der untersuchten Genen zeigten (MULLER 1928). Mit Spannung erwartet man die Resultate der zytologischen Untersuchungen, ob sich Chromosomenringe oder andere Verkettungen der Chromosomen nachweisen lassen werden. Diese Erscheinungen können solchenfalls sowohl durch Bastardierung wie X-Strahlenbehandlung hervorgerufen werden. Wir bekommen also eine Parallelle zu der Erscheinung, dass durch äussere Agenzien die gleichen Störungen in der Reduktionsteilung hervorgerufen werden können, wie sie so oft bei Artbastarden beschrieben sind, unter anderem eine Schwächung der Chromosomenbindung in der Diakinese.

## ZITIERTE LITERATUR.


1. BELLING, J. 1927. The attachment of chromosomes at the reduction division of flowering plants. Jour. of Genetics 18.
2. CHODAT, R. 1925. La chiasmatypie et la cinèse de maturation dans l'*Allium ursinum*. — Bull. soc. bot. Genève 17.
3. HAMMARLUND, C. 1923. Über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. — Hereditas IV.
4. — 1927—28. Zweite Mitteilung über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. — Hereditas X.
5. HÅKANSSON, A. 1928. Die Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger Oenotheren. — Hereditas XI.
6. KIHARA, H. 1927. Über das Verhalten der »end to end» gebundenen Chromosomen von *Rumex acetosella* und *Oenothera biennis* während der heterotypischen Kernteilung. — Jahrb. f. wiss. Botanik 66.
7. MULLER, H. J. 1928. The production of mutations by x-rays. — Proc. nat. acad. sci. 14.
8. RASMUSSON, J. 1927—28. Genetically changed linkage values in *Pisum*. — Hereditas X.
9. SVERDRUP, A. 1927. Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. — Jour. of Genetics 17.

# ON THE RESULT OF SIMULTANEOUS GAMETIC AND ENVIRONMENTAL CORRELATIONS IN A SEGREGATING POPULATION

BY *OLOF TEDIN*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

THE detailed genetic analysis of the so called quantitative characters, determined by multiple factors, is one field within the scope of Mendelian research, that offers the investigator difficulties that often are, or seem to be, impossible to overcome. The general rules for the inheritance of these characters are well known and do not seem to offer, at present, any unsolved problems of great fundamental importance. And any investigator of the fundamental laws of factorial inheritance does well in avoiding the multiple factors, for reasons only too readily understood. But anyone who is working in applied genetics, in plant or animal breeding, can not avoid the quantitative characters — for reasons just as readily understood. And if he wants to utilize the methods of fundamental research in his attempts to solve »practical» problems, thus giving his breeding work the solid foundation of science, he is fairly soon, with or against his will, forced to attempt a detailed analysis of quantitative inheritance.

The methods, however, used in this analysis, must be more or less different from the ones used in the analysis of easily traceable factors, and especially does the mathematical analysis of obtained empirical data play a great role. Very great care must be taken, however, that not the accuracy of mathematical methods, applied on an inaccurate or insufficient material, or in a biologically inaccurate manner, induces belief upon results and conclusions that are completely unwarranted. In previous publications (TEDIN 1925 and 1927, see also RASMUSSON 1927, pag. 117—124) the author has discussed the possibility to determine, from $F_2$-curves, the number of segregating multiple factors for a certain character. In the first of the papers mentioned, he has also touched upon another problem, to be dealt with in this paper, namely, the possibility of proving, by correlations in $F_2$, the existence or non-existence of a genetic correlation between two characters, each determined by multiple factors.

Such a genetic correlation (gen.-corr.) may be of two kinds, it may be the result of gametic linkage or of a manifold effect of the same factor (pleiotropy), in the latter case, however, the results will be just the same as if two factors, one for each character influenced, were absolutely linked.

The existence of such a gen.-corr. (although not its strength) is naturally directly proved by the existence in $F_2$ of a correlation between two characters, if these two characters do not show any correlated variation within the pure line, i. e. no modificatory correlation (mod.-corr.). If the two characters are mod.-correlated, however, the case is very much complicated, indeed. In such a case it is necessary, before even the existence of a gen.-corr. can be ascertained or denied to know the answer of three questions:

1) How does a mod.-corr. of certain strength within the biotype manifest itself in the mixture of biotypes, that is in $F_2$?

2) How does a gen.-corr., a linkage, of certain strength manifest itself in $F_2$?

3) If both gen.-corr. and mod.-corr. exist, after what rules do their manifestations in $F_2$ add together?

It must be kept in mind, that we are dealing with cases of typical »quantitative inheritance», where the $F_2$-individuals can not be classified according to their genotype, and that the only correlations available for empirical determination are the mod.-corr. of the parent lines (and eventually, as auxiliary data, mod.-corr. of other pure lines of the species) and the complex correlation of $F_2$, including in it both the mod.-corr. of its biotypes and the eventual gen.-corr.

In starting with the first question it may be well, first of all to indicate the answer that the author has reached in his attempts to solve it: if two characters, say $X$ and $Y$, are modificatorily correlated within the biotype (coeff. of corr. $r_m$) the coefficient of correlation between them in a mixture of biotypes, e. g. in $F_2$, ($r_{m_1}$) will be numerically smaller than $r_m$, the quotient $\frac{r_{m_1}}{r_m}$ is greater, the greater part of the total variation in the mixture is due to the modificatory variation within the biotype; as the genetic variation, due to differences between the biotypes, increases, the quotient decreases; the variation in the quotient is in some simple cases directly proportional to the variation in $\frac{\sigma^2_m}{\sigma^2_{tot}}$, where $\sigma_m$ is the standard variation within each biotype, $\sigma_{tot}$ the standard variation of the mixture. The complete mathematical

proof of this rule and the development of eventual formulæ for complicated cases is left to professional mathematicians, a few examples may illustrate the validity of the rule.

*Case 1.* Assume that two pure lines $A$ and $B$ have been crossed; that in $A$, $M_x = 13$, $M_y = 13$ and in $B$, $M_x = 15$, $M_y = 15$, and that the difference in both characters is due to one factor, the heterozygote being intermediate, $M_x = 14$, $M_y = 14$. Assume further, that in all biotypes, homozygous and heterozygous, the characters form a variation curve, whose frequencies in the entire-number classes are as 1 : 4 : 6 : 4 : 1, that the modificatory variation of the characters is absolutely correlated, and that the factors segregate independently. The method to determine, from these assumptions, the correlation between the characters to be observed in $F_2$ is quite simple and need not be demonstrated in detail.

To form a correlation surface takes a long time and is a laborious task, $M_y$ for each given $x$-class is, however, easily determined, and thus a regression curve is obtained. Under the assumptions of the cases here given, the regression curve fits the straight line, thus the regression coefficient is directly determined. Finally, the standard deviations of $X$ as well as of $Y$ within the whole population are known, and the coeff. of correlation can be calculated from the regression coefficient after the formula $r_{xy} = R_{\underset{x}{y}} \times \frac{\sigma_x}{\sigma_y}$.

In case 1 a regression coefficient of $^2/_3$ is found, and since $\sigma_{xtot} = \sigma_{ytot}$ we get $r_{m_1} = {}^2/_3$. Now $\sigma_m = \sqrt{1{,}0}$ and $\sigma_{tot}$ is $\sqrt{1{,}5}$, thus $\frac{r_{m1}}{r_m} = \frac{\sigma^2{}_m}{\sigma^2{}_{tot}}$.

*Case 2.* The only change in the assumptions from case 1 is that within the biotypes the characters vary to form a curve whose frequencies in the entire number classes are as 1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1. In such a case $\sigma_m = \sqrt{1{,}5}$; $\sigma_{tot} = \sqrt{2.0}$ and $r_{m_1} = 0{,}75$. The mod. variability was increased, the gen. variability not, and $r_{m_1}$ increased after the rule given for simple cases.

*Case 3.* Here the parent lines are supposed to have the means: $A$, $M_x = 13$, $M_y = 13$; $B$, $M_x = 17$, $M_y = 17$, and the difference in each character is supposed to be due to 2 factors, with equal effect, intermediate heterozygote and simple addition of the absolute effect of the factors for each character. Further the same modificatory

variation as in case 2 is assumed. In this case $\sigma_m$ is still $\sqrt{1,5}$, $\sigma_{tot}$, however, is $\sqrt{2,5}$, and $r_{m_1}$ is found to be 0,6. The genetic variation was increased but not the modificatory (in comparison with case 2), $r_{m_1}$ decreased after the given rule.

*Case 4.* The only change from case 3 is, that the mod.-corr. is not assumed to be absolute, but $r_m = 0,5$. In this case $r_{m_1} = 0,3$, and the rule holds true also for incomplete correlations.

In all the above cases very simple assumptions have been made. It is obvious, that neither the number of factors nor the variability within the biotypes will alter the rule, as long as the following conditions are fulfilled:

All factors have the same effect, the heterozygotes are intermediate, the absolute effects of the factors add up in the simplest manner, and the effect of each new »dose» of any factor is equal to one unit, the variability is the same within each biotype, homozygous or heterozygous, and completely normal, the correlation is the same in all biotypes.

But if any of these conditions is not fulfilled, the rule does not hold true any longer. If the factors are still supposed to be equal, but their effect more than one unit, the regression curve becomes irregular. If the effect of the factors is great enough the regression line becomes multimodal, and any change in any of the conditions makes again the line irregular. The working out of general formulæ, including all the possible variables is a complicated problem of mathematics, but even if such formulæ can be worked out, they must include several quantities that are unknown, and that after the nature of the experimental material must remain unknown — thus such formulæ would be of no use to the biologist.

And the rule for simple cases, given above, does it have any real value to the biologist? According to the authors opinion the answer must be: No, since such simple cases never occur in nature. Thus it must be concluded, that we are not able, at present, to give any definite answer to the first question, that may be used for exact calculations.

After this negative result of the attempts to answer the first question, the other two may be treated briefly. Regarding the second question the answer is similar to that of the first, viz.: if two characters are genetically correlated, so that one factor for the one is linked with one factor for the other, the manifestation of this correlation in $F_2$ will be numerically smaller than the gametic correlation; the manifest

correlation will be greater, the more of the total variation is due to differences between biotypes, caused by the linked factors.

One simple case has been worked out in detail. The assumptions regarding means of parents, effect of factors and modificatory variation are the same as in case 3 above, but here no mod.-corr. is assumed, but instead a gen.-corr., in that each factor for $X$ is supposed to be linked with one factor for $Y$, both linkages being equally strong, with a crossing over of $\frac{100}{n+1}$ %. This gives a correlation in the gametes $r_g = \frac{n-1}{n+1}$, that is to say, gametes with two »doses» of the factors for $X$ have on an average 2 »doses» of the factors for $Y$, gametes with 3 »doses» of $X$-factors have on an average $2 + \frac{n-1}{n+1}$ doses of $Y$-factors, etc. In $F_2$ the correlation is $r_{g1} = 0{,}4 \times \frac{n-1}{n+1}$. The standard deviation of the curve of means of the biotypes, $\sigma_g$, is $\sqrt{1{,}0}$, $\sigma_{tot}$ was $\sqrt{2{,}5}$, thus here the relation $\frac{r_{g1}}{r_g}$ is equal to $\frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_{tot}}$, a similar relation as the one found between $r_{m_1}$ and $r_m$.

Even here, however, we have been dealing with a constructed simple case, that most probably will never occur in nature. If the rule shall hold true in this case, the same conditions must be fulfilled as in the case of mod.-corr., only the last one must be changed: factors for the two characters linked in pairs, all linkages equally strong. The fulfilment of these conditions being just as improbable as before, it seems impossible to calculate the manifestation of a given gametic correlation, unless all the factors are separately analyzed — and if that is the case, other and more simple methods can be used to determine linkage.

After this the answer of the third question is of small interest. In his study of the problem the author started with this one question, and before he had realized the hopelessness of the whole case, he worked out several special simple cases of combined mod.-corr. and gen.-corr. They all showed, that the two correlations simply added their numerical values. Thus, if the manifest mod.-corr. is 0,3, the manifest gen.-corr. is 0,4, the total correlation observed will be 0,7. Thus even for the working together of the two different correlations there is a simple rule for such biologically simple cases, that hardly ever occur — for the complicated cases, the calculation of the com-

bined correlation is naturally still more impossible than the calculation of the simple correlations.

## CONCLUSIONS.

Thus the result of the whole study must be considered as nearly absolutely negative. It was started in the hope to find a method, by which a linkage between multiple factors for different characters might be demonstrated and calculated, it only succeded to demonstrate once more the difficulty of quantitative inheritance-analysis. It may be of some value, if it increases the caution in the use af coefficients of correlation, measured in a genetically impure material — e. g. a population of a cross-breeder, animal or plant. It seems to the author that it demonstrates the limitation of the use of such correlations: if the correlations within pure lines are not known, the correlation in a mixed population does not give any clue to the existence of genetic correlations; if the correlations within pure lines are known (and it ought to be not only of the lines, used as parents in a cross, but of a large number of lines, to give an idea of the degree of correlation that may occur in some of the biotypes segregating in $F_2$) it may be possible to demonstrate the existence of a genetic correlation, if the correlation found in the mixed population is reverse to the one found in the pure lines, or if, with the same sign, it is numerically considerably larger than the latter. If a large number of correlations in pure lines of about the same value are known, and if the genotypic variation is wide, already a correlation in $F_2$ of about the same size as the one in the pure lines would indicate some degree of genetic correlation.

## LITERATURE CITED.

1. RASMUSSON, J. 1927. Genetically changed linkage values in *Pisum*. — Hereditas X: 1—152.
2. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. — Hereditas VI: 275—386.
3. — 1927. Zur Vererbung in der Gattung *Camelina*. Eine Antwort. — Hereditas VIII: 359—362.

# ERBLICHKEITSVERSUCHE MIT PISUM

## I. UNTERDRÜCKUNG DER DOMINANZ EINES FAKTORS DURCH DIE WIRKUNG ANDERER GENETISCHER FAKTOREN

VON *ERNST NILSSON*
HÄLSINGBORG, SCHWEDEN

### MATERIAL UND KREUZUNGEN.

DIE von der Firma VILMORIN-ANDRIEUX et Cie in den Handel gebrachte Erbsensorte *Roi des gourmands* enthält zum grössten Teil Zuckererbsenpflanzen, die von den gewöhnlichen Zuckererbsensorten bzw. -stämmen stark abweichen, indem sie sehr stark gekrümmte, runde Hülsen mit sehr dicken Hülsenwänden haben. Das freie Ende der Hülse ist typisch spitz.

Im Jahre 1925 führte ich in Züchtungsabsicht eine Reihe Kreuzungen zwischen praktisch betrachtet guten Linien von *Roi des gourmands* und verschiedenen Mark- und Zuckererbsensorten aus. Von diesen Kreuzungen wird hier auf folgende näher eingegangen:

| Kreuz. | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| I. | *Sabel, Lunds Stamm*......... | (Abk. *Ld*) | × | *Roi des gourmands*, | *Linie 3* | (Abk. *R. d. g. L. 3.*) |
| II. | *Olympia* ......... | ( » *Ol.*) | × | » | » » | |
| III. | *Nain mangetout à large cosse* | ( » *N.m.*) | × | » | » » | |
| IV. | *Jättesabel*......... | ( » *Js.*) | × | » | » » | |
| V. | *Sylva*............... | ( » *Sa*) | × | » | » *6* | ( » *R. d. g. L. 6.*) |
| VI. | *Witham wonder* | ( » *W. w.*) | × | » | » *5* | ( » *R. d. g. L. 5.*) |

Der Hülsentypus dieser Sorten (mit Ausnahme von *N. m.* sind sämtliche Pedigree-Stämme) ist aus Fig. 1 und Fig. 2 ersichtlich. Zu den Kreuzungen V und VI wurden andere Linien als die in Fig. 2 abgebildete benützt, aber diese Linien sind mit der Linie 3 phänotypisch gleich. Ausserdem wurden sämtliche *R. d. g.*-Linien untereinander gekreuzt. Diese haben hierbei in $F_1$, $F_2$ und $F_3$ Nachkommen ergeben, die in allen Hinsichten mit den Eltern übereinstimmten.

## VERHALTEN DER $F_1$- UND $F_2$-GENERATIONEN.

$F_1$ der Kreuzungen I, II und III (gebaut 1926) bestanden aus typischen breit- und stumpfhülsigen Zuckererbsen und von der Kreuzung V aus einem stumpfhülsigen Pahlerbsentypus, was unter der Voraussetzung, dass der stumpfe Hülsentypus über den spitzen dominiert, zu erwarten war. Kreuzung IV gab eine $F_1$-Generation aus Zuckererbsenpflanzen mit stumpfem Hülsenende und Kreuzung VI

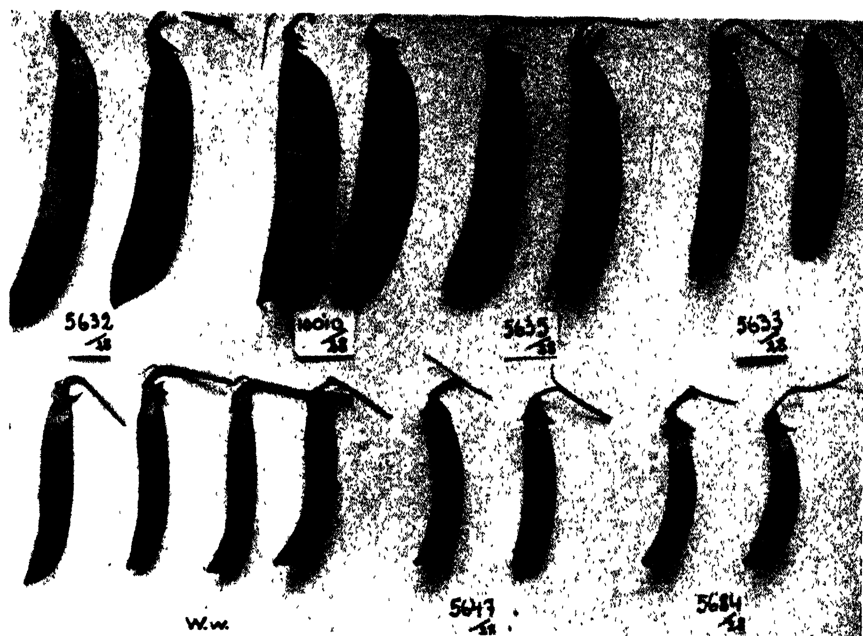



Fig. 1. *5632:* Jättesabel, *10010:* Nain mangetout à large cosse, *5635:* Olympia, *5633:* Sabel, Lunds Stamm, *W. w.:* Witham wonder, *5647:* Sylva, *5684:* Posthörnchen (eine Sorte mit dicker Hülsenwand und dicker Membran in der Hülse).

Pflanzen mit kräftiger Membran und stumpfem Ende (Fig. 2). Es war daher ganz natürlich, dass ich mit Rücksicht auf den Phänotypus der Elternsorten annahm, dass *R. d. g.* einen von zwei komplementären Faktoren für stumpfes Hülsenende und *W. w.* und *Js.* den anderen hatte. Demnach sollten, wenn das stumpfe Hülsenende durch zwei komplementäre Faktoren verursacht wird, *W. w.* und *Js.* den gleichen »Stumpfheitsfaktor» haben. J. RASMUSSON (1927) hat dann festgestellt, dass für die in Frage stehende Eigenschaft gerade zwei komplementäre Faktoren, *Bta* und *Btb*, vorhanden sind, und da *W. w.*

den Faktor *Bta* hat, war es selbstverständlich dass *R. d. g.* unter den erwähnten Voraussetzungen den Faktor *Btb* hatte.

Da die in Rede stehenden Kreuzungen in Züchtungsabsicht ausgeführt worden sind, wurden sie in $F_2$ nicht zum Gegenstand einer vollständigen Eigenschaftsanalyse gemacht, aber von jeder Kreuzung wurden Hülsen von etwa den ersten 100 Pflanzen der $F_2$-Parzellen durch Konturzeichnung abgebildet. In der Kreuzung III und VI war die Individuenanzahl in $F_2$ geringer als 100, weshalb hier das ganze Material abgebildet wurde. Die Abbildungen wurden ursprünglich



**Fig. 2. Roi des gourmands, $F_1$ der Kreuzung IV (*Js.* × *R. d. g.*), $F_1$ der Kreuzung VI (*W. w.* × *R. d. g.*).**

angefertigt um eine Auffassung von der Variation innerhalb der resp. Kreuzungen als Stütze für die Züchtungsarbeit zu erhalten. Bei einer später vorgenommenen näheren Prüfung des Bildmaterials fand ich indessen, dass dieses Aufschlüsse von grossem theoretischen Interesse gab, weshalb ich dasselbe, soweit es sein Umfang zuliess, bearbeitete. Die Spaltung in bezug auf Hülsenende und normal platt gegenüber »*R. d. g.*-Typus» geht aus Tabelle 1 hervor.

Alle Kreuzungen zwischen *R. d. g.* und Sorten mit stumpfen Hülsen gaben demnach, soweit es sich um den normal platten, dünnwandigen Hülsentypus handelte, nur Pflanzen mit stumpfen Hülsen. Kreuzungen zwischen *R. d. g.* und spitzhülsigen Sorten gaben in $F_2$

im »normalhülsigen» Teil typische Spaltung in 3 stumpfe: 1 spitze. Jener Teil von $F_2$, der aus Individuen mit dickwandigen, runden Hülsen (*R. d. g.*-Typus) besteht, lässt sich nicht in Pflanzen mit stumpfen und spitzen Hülsen klassifizieren. Die Spaltungszahlen sind trotz des ziemlich geringen untersuchten Materials sehr zufriedenstellend und lassen hinsichtlich des vorliegenden Spaltungstypus keinen Zweifel aufkommen.

Meine Vermutung, dass *R. d. g.* einen von zwei komplementären Faktoren für stumpfes Hülsenende hat (d. h. dass *R. d. g.* genotypisch

TABELLE 1. *Spaltung stumpfe : spitze Hülse und normal platt : R. d. g.-Typus in $F_2$.*

| Kreuzung | Kombination (Phänotypus) | Anzahl Pflanzen mit | | | Summe | Gefundenes Verhältnis pro 4 bzw. 16 | ± $m_k$ | D/$m_k$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Normalhülsentypus | | *R. d. g.*-Hülsentypus | | | | |
| | | stumpf | spitz | | | | | |
| I | Stumpf × spitz | 74 | — | 26 | 100 | 2.96 : 1.04 | 0.173 | 0.23 |
| II | » × » | 73 | — | 24 | 97 | 3.01 : 0.99 | 0.176 | 0.06 |
| III | » × » | 10 | — | 5 | 15 | 2.67 : 1.33 | 0.447 | 0.74 |
| IV | Spitz × » | 55 | 20 | 24 | 99 | 8.89 : 3.23 : 3.88 | 0.798—0.628—0.660 | 0.14—0.37—0.18 |
| V | Stumpf × » | 105 | — | 33 | 138 | 3.04 : 0.96 | 0.147 | 0.27 |
| VI | Spitz × » | 35 | 8 | 11 | 54 | 10.37 : 2.37 : 3.26 | 1.078—0.850—0.943 | 1.27—0.74—0.79 |
| Summe Spaltungstypus 3 : 1 | | 262 | — | 88 | 350 | 2.99 : 1.01 | 0.093 | 0.11 |
| » | » 9 : 3 : 4 | 90 | 28 | 35 | 153 | 9.41 : 2.93 : 3.66 | 0.642—0.505—0.560 | 0.64—0.14—0.61 |

spitzhülsig sei), hat sich also als fehlerhaft herausgestellt. Die Spaltung in $F_2$ beweist anstatt dessen vollkommen, dass *R. d. g.* zwei Faktoren für stumpfe Hülse besitzt, die zusammen bei Individuen von normalem Hülsentypus stumpfe Hülsen geben. Bei Hülsen von *R. d. g.* wird dagegen der gleiche Genotypus, der bei dem gewöhnlichen Typus den Phänotypus stumpfe Hülse veranlasst, von einem ausgesprochen spitzen Hülsenende begleitet. *R. d. g.* besitzt also beide Faktoren *Bta* und *Btb*. Nach RASMUSSON hat *W. w.* den Faktor *Bta*, weshalb in Kreuzung VI die Spaltung *Btb* : *btb* betrifft. Inwiefern die Spaltung in Kreuzung IV *Bta* oder *Btb* betrifft ist nicht entschieden, da keine Kreuzung zwischen *Js.* und *W. w.* untersucht worden ist, und die Spaltung in $F_2$ die angegebene wird, welchen von den beiden Faktoren die Sorte auch besitzt.

Die Nominierung der Faktoren hat indessen in diesem Zusammenhang keine Bedeutung. Das Interessante in diesem Falle ist dagegen, *dass die gewöhnliche phänotypische Manifestation eines bestimmten Genotypus durch andere Eigenschaften ganz aufgehoben ist (bei R. d. g.); so dass R. d. g. den gleichen Phänotypus zeigt, der gewöhnlich mit der rezessiven Allele zu dem Faktor folgt, der hier in der Tat in dominanter Form vorhanden ist.*

Die in $F_2$ und $F_3$ ausgespaltenen *R. d. g.*-Typen sind nicht alle



**Fig. 3.** Verschiedene Stumpfheitsgrade aus $F_3$ der Kreuzung IV (*Js.* × *R. d. g. L. 3* = genotypisch und phänotypisch spitz × genotypisch stumpf, phänotypisch spitz), obere Reihe, und Kreuzung I (*Ld* × *R. d. g. L. 3*) = genotypisch und phänotypisch stumpf × genotypisch stumpf, phänotypisch spitz), untere Reihe.

ausgesprochen spitz wie die Elternlinien aus *R. d. g.*, sondern es ist eine Serie mit verschiedenen Stumpfheitsgraden phänotypisch verwirklicht. In $F_2$ und $F_3$ der Kreuzungen IV und VI kann zwischen stumpfen und spitzen *R. d. g.*-Typen keine Grenze gezogen werden, trotzdem hier die beiden Genotypenkombinationen, die bei der »normalhülsigen» Form die Ursache der stumpfen und spitzen Hülse bilden, vorhanden sind. Auch $F_2$ und $F_3$ der übrigen Kreuzungen, deren normaler Teil nicht stumpf-spitz spaltet, zeigt eine kontinuierliche Serie Stumpfheitsgrade von ausgesprochen spitz bis zu merkbar stumpf. Fig. 3 zeigt einige

aus verschiedenen $F_3$-Linien der Kreuzung IV und I ausgewählte Hülsen mit verschiedenem Stumpfheitsgrad (also keine Durchschnittsprobe).

## DER PLEIOTROPISCHE EFFEKT DES FAKTORS FÜR DICKE HÜLSENWAND.

In allen Kreuzungen zeigt jener Teil von $F_2$, der normale, mehr oder weniger platte Hülsen hat, den zu erwartenden Phänotypus, wenn man annimmt, dass *R. d. g.* zwei komplementäre Faktoren für stumpfe Hülse hat und die übrigen Eltern der Kreuzungen I, II, III und V gleichfalls diese zwei Faktoren haben, während *W. w.* und *Js.* nur einen dieser Faktoren besitzen. Nur bei jenem Teil von $F_2$, der Hülsen vom *R. d. g.*-Typus trägt, ist das phänotypische Hervortreten von stumpfem Hülsenende mehr oder weniger verhindert. Die Faktoren (oder einige der Faktoren oder der Faktor), die bei *R. d. g.* den für diese Sorte charakteristischen Hülsentypus verursachen, müssen also die gleichen sein, die das Hervortreten der Eigenschaft stumpfes Hülsenende verhindern.

Mit der dicken Hülsenwand des *R. d. g.*-Typus folgt in allen untersuchten Spaltungen, sowohl in den hier berührten als in anderen, stets eine relativ runde und schmale Hülse. Die Kreuzungen zwischen gewöhnlichen Zuckererbsen und *R. d. g.* wurden ursprünglich als »Kombinationskreuzungen», in dem Sinne man diesen Ausdruck bei der Züchtungsarbeit verwendet, ausgeführt. Es wurde nämlich beabsichtigt die dicke Hülsenwand von *R. d. g.* mit dem gewöhnlichen, grossen, platten Hülsentypus unserer Zuckererbsen zu vereinigen. Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die Kreuzungen in dieser Hinsicht misslungen sind, da die $F_2$-Generation immer aus normaler Zuckererbse: *R. d. g.*-Typus im regelrechten Verhältnis 3 : 1 (Tab. 1) bestand.

Die *R. d. g.*-Linien, die als Eltern der erwähnten Kreuzungen benützt wurden, sind auch durch stark gekrümmte Hülsen (Fig. 2) ausgezeichnet. Auch diese Eigenschaft hängt mit der Eigenschaft dicke Hülsenwand zusammen. Alle bisher untersuchten Pflanzen mit letztgenannter Eigenschaft, sowohl in Linien von *R. d. g.*, in anderen Sorten mit dicker Hülsenwand und in $F_2$ und in $F_3$ nach Kreuzungen vom Kombinationstypus dünnwandig $\times$ dickwandig und dickwandig $\times$ dickwandig, waren nämlich durch mehr oder weniger ausgesprochen gekrümmte Hülsen ausgezeichnet, doch oft in viel geringerem, aber auch zuweilen in höherem Grade als die als Eltern verwendeten Linien von *R. d. g.*, was u. a. aus einem Vergleich von Fig. 3 und Fig. 2

ersichtlich ist. Der Unterschied in der Krümmung zwischen dem *R. d. g.*-Teil und dem normalhülsigen Teil der Kreuzungen I, II, IV und V ergibt sich aus Tab. 2 und 3 [1]. Als Mass für die Stärke der Krümmung wurde eine Indexzahl benützt, die erhalten wurde indem in einer Konturzeichnung der Hülse eine Linie zwischen dem hinteren und vorderen »Puckel» auf der Rückennaht gezogen und darauf gemessen wurde. Dann wurde der grösste Abstand zwischen dieser Linie und der Rückennaht gemessen, worauf die Indexzahl erhalten wurde, in dem dieser Abstand mit der Länge der Linie dividiert und der Quotient mit 1000 multipliziert wurde. Das Verfahren wird übrigens

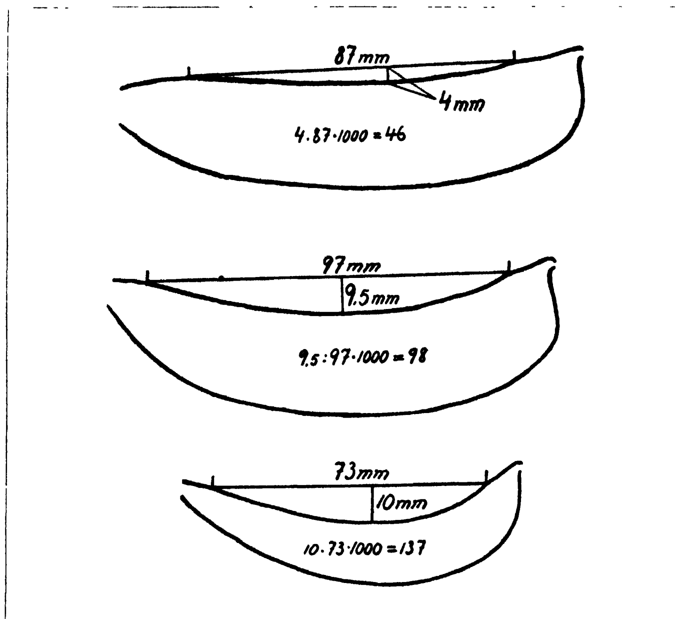



Fig. 4. Berechnung des Krümmungsindex der Hülse.

am besten durch Fig. 4 veranschaulicht. Zu den Berechnungen wurde eine gut entwickelte Hülse per Pflanze benützt.

Überall hat jener Teil der $F_2$-Pflanzen, der dickwandige Hülsen trägt, eine beträchtlich höhere Indexzahl als entsprechende Pflanzen mit dünnwandigen Hülsen. Die Differenzen sind auch trotz der ziemlich geringen Individuenanzahl statistisch vollkommen sicher.

Auch auf die Länge der Hülse hat die Eigenschaft dicke Hülsen-

[1] Die Originalzahlen sind in Tab. 8 zusammengestellt.

wand einen stark merkbaren Einfluss, was Tab. 4 und 5 zeigen [1]. Auch hier wurde von jeder Pflanze eine gut entwickelte Hülse gemessen; beim Messen von gekrümmten Hülsen wurde natürlich auf die Krümmung Rücksicht genommen.

Aus Tabelle 4 und 5 geht sehr deutlich hervor, dass die Eigenschaft dicke Hülsenwand auch eine Verkürzung der Hülse mit sich

TABELLE 2. *Krümmung der Hülse in $F_2$ der Kreuzungen I, II, IV und V.*

| Kombination | Krümmungsindex, $M \pm m$ [2], bei Hülsen | | | | n |
|---|---|---|---|---|---|
| | mit | | ohne | | |
| | kräftiger Membran | | | | |
| | Normaltypus | *R. d. g.*-Typus | Normaltypus | *R. d. g.*-Typus | |
| *Ld* × *R. d. g. L. 3* | — | — | $40.14 \pm 1.574$ | $73.46 \pm 3.665$ | 74 + 26 |
| *Ol.* × » | — | — | $44.32 \pm 2.473$ | $96.25 \pm 5.262$ | 73 + 24 |
| *Js.* × » | — | — | $43.13 \pm 2.057$ | $107.92 \pm 5.950$ | 75 + 24 |
| *Sa* × *R. d. g. L. 6* | $38.25 \pm 2.033$ | $63.75 \pm 4.425$ | $37.40 \pm 3.175$ | $93.89 \pm 8.730$ | 80 + 24 + 25 + 9 |

TABELLE 3. *Unterschied in der Krümmung zwischen Hülsen mit dünner und dicker Hülsenwand in $F_2$ der Kreuzungen I, II, IV und V.*

| Kombination | Differenz zwischen | Diff. $\pm m_{Diff.}$ | Diff. : $m_{Diff.}$ |
|---|---|---|---|
| *Ld* × *R. d. g. L. 3* | *R. d. g.*-Typus—Normaltypus | $33.32 \pm 3.987$ | 8.36 |
| *Ol.* × » | » » | $51.93 \pm 5.320$ | 9.75 |
| *Js.* × » | » » | $64.79 \pm 6.340$ | 10.22 |
| *Sa* × *R. d. g. L. 6* | *R. d. g.*-Typus, Membran—Normaltypus, Membran | $25.50 \pm 4.870$ | 5.23 |
| » | *R. d. g.*-Zucker- —Normaltypus, Zucker- | $66.59 \pm 9.295$ | 7.17 |

bringt. Der Quotient Diff. : $m_{Diff.}$ ist mit einer Ausnahme durchweg grösser als 3, und hinsichtlich der Ausnahme so nahe 3, dass man gestützt auf den gleichen Quotienten in Kreuzung I, II und IV, wo sich die Differenz in bezug auf die hier in Frage stehenden Eigenschaften auf den gleichen Phänotypus bezieht, auch diese Differenz mit Recht als zufriedenstellend betrachten kann.

Bisher habe ich nur von der Eigenschaft dicke Hülsenwand oder

[1] Die Originalzahlen sind in Tab. 9 wiedergegeben.

[2] Der mittlere Fehler wurde mit der Formel $m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n \cdot 1}}$ berechnet.

vom Faktor für dicke Hülsenwand gesprochen und es unterlassen diesen Faktor zu benennen. Schon früher ist indessen ein Faktor *N* beschrieben worden (WELLENSIEK 1925), dessen rezessive Allele die Anlage für dicke Hülsenwand bildet. Ob es sich hierbei um den gleichen Faktor handelt, der im vorliegenden Material dicke Hülsenwand bedingt, kann nicht ohne weiters entschieden werden. Um Worte zu sparen werde ich im weiteren für den hier in Rede stehenden Faktor die Bezeichnung *N* benützen, jedoch mit der Reservation, dass

TABELLE 4. *Hülsenlänge (mm) in $F_2$ der Kreuzungen I, II, IV und V.*

| Kombination | Hülsenlänge, M ± m, bei Hülsen | | | | n |
|---|---|---|---|---|---|
| | mit | | ohne | | |
| | kräftiger Membran | | | | |
| | Normaltypus | *R. d. g.*-Typus | Normaltypus | *R. d. g.*-Typus | |
| *Ld* × *R. d. g. L. 3* | — | – | 94.40 ± 1.012 | 80.00 ± 0.972 | 74 + 26 |
| *Ol.* × » | — | — | 112.20 ± 1.183 | 94.00 ± 1.714 | 73 + 24 |
| *Js.* × » | — | — | 108.30 ± 0.879 | 100.30 ± 1.473 | 75 + 24 |
| *Sa* × *R. d. g. L. 6* | 83.08 ± 0.807 | 73.33 ± 1.918 | 94.70 ± 2.274 | 83.61 ± 3.093 | 80 + 24 + 25 + 9 |

TABELLE 5. *Unterschied in der Hülsenlänge zwischen Hülsen mit dünner und dicker Hülsenwand in $F_2$ der Kreuzungen I, II, IV und V.*

| Kombination | Differenz zwischen | Diff. ± $m_{Diff.}$ | Diff. : $m_{Diff.}$ |
|---|---|---|---|
| *Ld* × *R. d. g. L. 3* | Normaltypus—*R. d. g.*-Typus | 14.40 ± 1.402 | 10.26 |
| *Ol.* × » | » » | 18.20 ± 2.082 | 8.74 |
| *Js.* × » | » » | 8.00 ± 1.717 | 4.66 |
| *Sa* × *R. d. g. L. 6* | Normaltypus, Membran— *R. d. g.*-Typus, Membran | 9.75 ± 2.080 | 4.69 |
| » | Normaltypus, Zucker- —*R. d. g.*-Typus, Zucker- | 11.09 ± 3.840 | 2.89 |

es sich hier vielleicht um einen anderen Faktor handeln kann, als den in der genetischen *Pisum*-Literatur bisher mit diesem Buchstaben bezeichneten.

Aus Vorstehendem ergibt sich, dass *N* eine stark pleiotrope Wirkung hat oder dass vielleicht *N* eigentlich einen stark gekoppelten Faktorenkomplex darstellt. Mit welchen Fall man es hier zu tun hat, kann natürlich nur durch eingehende Untersuchungen entschieden werden und hat übrigens in diesem Zusammenhang keine grössere Bedeutung, weshalb ich *N* bis auf weiteres als einen Faktor behandle.

Die untenstehende Aufstellung gibt eine Übersicht über die Eigenschaften, die — soweit sich diese Untersuchung erstreckt — vom Anlagepaar *N*—*n* beeinflusst werden.

| *N* | *n* |
|---|---|
| Dünne Hülsenwand. | Dicke Hülsenwand. |
| Zuckererbse: platthülsig. | Zuckererbse: stark runde Hülse. |
| Mit dicker Membran: etwas runde (aufgeblasene) Hülse. | Mit dicker Membran: stark runde Hülse (nicht aufgeblasen). |
| *BtaBtb*: stumpfe Hülse. | *BtaBtb*: bei *R. d. g.*-Linien spitze Hülse, unmöglich von »genotypisch spitz» zu unterscheiden; bei Ausspaltungen von diesem Typus bis zu deutlich stumpf variierend. |
| Geradere Hülse im Vergleich zu *n*. | Gekrümmtere Hülse auch bei gleichem Genotypus, der bei *N* gerade Hülse verursacht. |
| Grössere Hülsenlänge im Vergleich mit *n*. | Verkürzung der Hülsenlänge. |

Man sollte hier, im Anschluss an die Terminologie von HALLQVIST (1921), von ausgesprochen heterophener Pleiotropie sprechen können. Es ist indessen auch sehr wohl denkbar, dass die Hülse als unmittelbare Folge der Hülsenwandverdickung kürzer und schmäler (rund) wird. Wenn zum Aufbau einer Erbsenhülse eine gewisse Gewebemenge zur Verfügung steht, erscheint es ja sehr natürlich, dass, wenn die Wände viel dicker gemacht werden, die Zunahme in dieser Dimension mit einer Verminderung der übrigen Dimensionen verknüpft sein muss. Schwieriger ist es in ähnlicher Weise zu erklären, dass dicke Hülsenwand von einer Veränderung der Hülsenspitze und des Krümmungsgrades der Hülse begleitet wird.

## MIT DER EIGENSCHAFT KRÄFTIGE MEMBRAN ZUSAMMENHÄNGENDE WIRKUNGEN.

Schon früher ist erwähnt worden, dass in $F_2$ und $F_3$ Pflanzen vom *R. d. g.*-Typus ausgespalten haben, bei denen die Stumpfheit nicht so stark unterdrückt ist wie bei den Elternlinien von *R. d. g.* (Fig. 3 und 6). Dicke Membran auf der Innenseite der Hülse ist eine Eigenschaft, die

den Effekt von *n* auf die Stumpfheit der Hülse sehr auffallend neutralisiert. Gleichzeitig beeinflusst sie auch andere Hülseneigenschaften. Die obere Reihe in Fig. 5 zeigt von links nach rechts Hülsen in verschiedenen Altersstadien von ein und der gleichen Pflanze einer *R. d. g.*-Linie. Die untere Reihe zeigt in gleicher Ordnung Hülsen einer aus der genannten Linie ausgewählten Linie mit dicker Membran. Diese beiden Linien unterscheiden sich voneinander nur in dieser Eigenschaft und durch diese verursachte Formveränderungen der

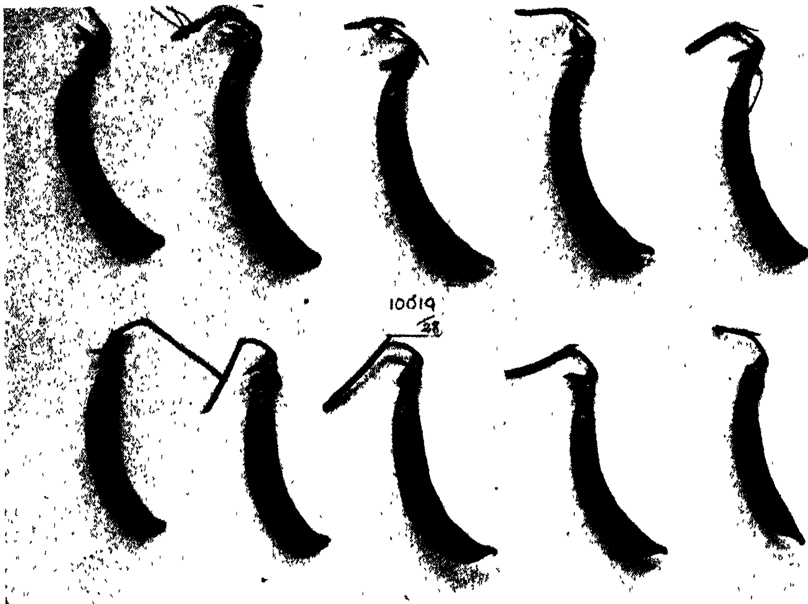


Fig. 5. Obere Reihe eine seit 1925 gebaute Linie aus *R. d. g.*; untere Reihe eine seit 1927 gebaute Linie aus der vorigen, ausser in bezug auf die Membran an der Innenseite der Hülse und damit folgender Formveränderungen in allen Teilen mit der Mutterlinie übereinstimmend. Im übrigen siehe den Text.

Hülse und sind in allen übrigen Hinsichten vollkommen gleich, ein Umstand der in der Regel sog. »Pahlerbsenbeimengungen» und entsprechende Zuckererbsenlinien charakterisiert. Die »Membranlinie» unterscheidet sich, wie ersichtlich, von der Mutterlinie dadurch, dass sie kürzere und weniger gekrümmte Hülsen und stumpferes Hülsenende hat. Die gleiche Erscheinung zeigt Fig. 6, in der die obere Reihe aufs Geradewohl entnommene $F_3$-Hülsen ohne dicker Membran und die untere Reihe solche mit dicker Membran aus Kreuzung VI darstellt. Hier gibt es sicher in beiden Reihen auch Hülsen, denen der

Faktor *Btb* fehlt, während im ersten Beispiel sämtliche Hülsen den Genotypus *BtaBtb* haben. Als ein weiteres Beispiel für die Wirkung der Hülsenmembran dienen die in Tab. 6 und 7 angeführten Tatsachen[1].

Ein Einfluss der Membran auf den Krümmungsgrad des gewöhnlichen Zuckererbsentypus konnte also nicht konstatiert werden, wohl aber ein solcher auf den *R. d. g.*-Typus, wo der Effekt sowohl gross wie statistisch sicher ist. In bezug auf die Hülsenlänge verursacht

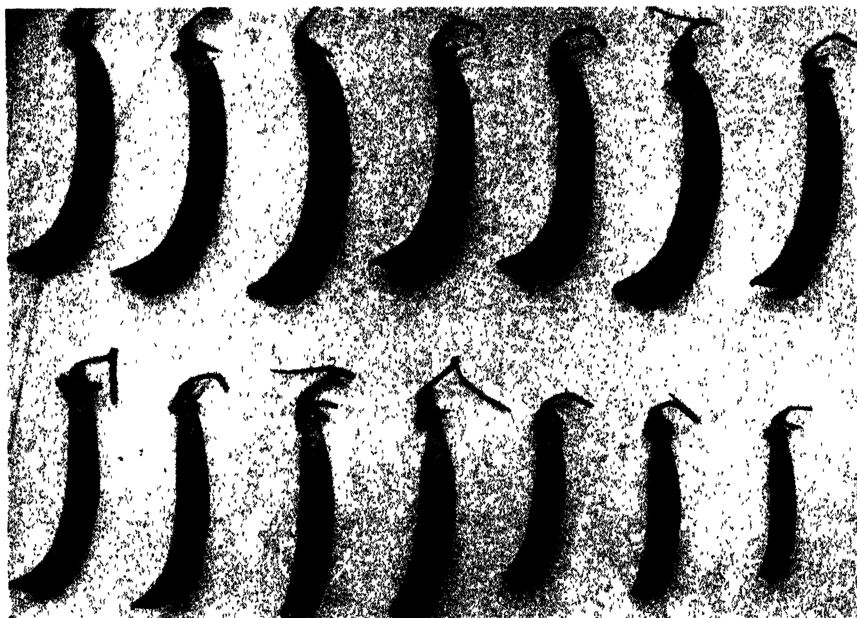


Fig. 6. Hülsen aus $F_3$ von *W. w.* × *R. d. g.* Obere Reihe ohne, untere Reihe mit dicker Membran. Sämtliche Hülsen *nn*.

die Anwesenheit der Membran eine kräftige und sichere Verminderung dieser Grösse, gleichgültig ob es sich um den *N*- oder *n*-Teil handelt (auch D : m = 2,83 muss wahrscheinlich in diesem Zusammenhang als eine wenn auch nicht ganz sichere so doch wahrscheinlich befriedigende Zahl betrachtet werden, wenn man oben angeführtes nicht zahlenmässiges Beispiel berücksichtigt).

Noch ein Beispiel soll in diesem Zusammenhang erwähnt werden. Bei der Besprechung der Wirkung des *N*-Faktors ist gezeigt worden, dass *n* in allen behandelten Fällen verglichen mit *N* eine Verkürzung

[1] Die Originalzahlen sind in Tab. 8 und 9 mitgeteilt.

der Hülsenlänge zur Folge hat. Die Differenz in bezug auf diese Eigenschaft zwischen *Normaltypus mit Membran* und *R. d. g.-Typus ohne Membran* in Kreuzung V ist indessen $-0{,}53 \pm 3{,}200$; D : m = 0,17. Hier kann also nicht von einer Differenz Normaltypus — *R. d. g.*-Typus gesprochen werden. Da auch die Membraneigenschaft mit einer Verkürzung der Hülse zusammenhängt, hier aber in die entgegengesetzte Richtung gegen *n* wirkt, das hier die gleiche Wirkung hat, ist es naheliegend anzunehmen, dass diese beiden verkürzenden Faktoren ihre Wirkung gegenseitig aufgehoben haben, eine Erklärung, die ge-

TABELLE 6. *Unterschied im Krümmungsindex von Hülsen mit und ohne dicker Membran in $F_2$ der Kreuzung V.*

| Differenz zwischen | Diff. $\pm m_{Diff.}$ | Diff. : $m_{Diff.}$ | n |
|---|---|---|---|
| Normaltypus mit Membran - dto ohne Membran | $0.85 \pm 3.773$ | 0.23 | 80 + 25 |
| *R.d.g.*-Typus ohne Membran - dto mit Membran | $30.14 \pm 9.800$ | 3.08 | 9 + 24 |

TABELLE 7. *Unterschied in der Hülsenlänge zwischen Hülsen mit und ohne dicker Membran in $F_2$ der Kreuzung V.*

| Differenz zwischen | Diff. $\pm m_{Diff.}$ | Diff. : $m_{Diff.}$ | n |
|---|---|---|---|
| Normaltypus ohne Membran — dto mit Membran | $11.62 \pm 2.412$ | 4.81 | 25 + 80 |
| *R.d.g.*-Typus ohne Membran — dto mit Membran | $10.28 \pm 3.640$ | 2.83 | 9 + 24 |

stützt auf die übrigen Resultate als ziemlich gut bewiesen erachtet werden kann.

Die Wirkung der Eigenschaften Membranhülse — Zuckererbsenhülse, so weit sie in diesem Zusammenhang untersucht ist, kann in folgender Übersicht zusammengefasst werden [1]:

[1] Es dürfte vielleicht eigentümlich erscheinen, dass ich schon veröffentlichte Fälle von Koppelung zwischen *N* und dem Faktor für gerade Hülse, *Cp*, sowie zwischen *V* und *Cp* (siehe WELLENSIEK) im Vorstehenden nicht berührt habe. Mein Material hat indessen hierzu keinen Anlass gegeben. Wie aus Tab. 8 hervorgeht, gestatten die Variationsserien keine Gruppierung der Hülsen in gerade und gekrümmte, weder in den *N*- noch in den *n*-Serien. Dasselbe gilt für die Membran-

TABELLE 8. *Krümmungsindex der Hülse in Kreuzung I, II, IV und V.*

| Kreuzung | Krümmungsindex 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 | 110 | 120 | 130 | 140 | 150 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I. Norm. | 3 | 2 | 8 | 25 | 17 | 15 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *R.d.g.* | — | — | — | — | 2 | 5 | 5 | 6 | 3 | 2 | 2 | 1 | — | — | — | — |
| II. Norm. | 6 | 4 | 7 | 12 | 15 | 14 | 6 | 6 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — |
| *R.d.g.* | — | — | — | — | — | — | 2 | 5 | 6 | 3 | 2 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 |
| IV. Norm. | 2 | 5 | 9 | 19 | 14 | 13 | 8 | 3 | 2 | — | — | — | — | — | — | — |
| *R.d.g.* | — | — | — | — | 1 | 0 | 1 | 1 | 5 | 2 | 3 | 3 | 2 | 1 | 3 | 2 |
| V. Norm. Membr. | 4 | 5 | 22 | 13 | 19 | 8 | 3 | 4 | 2 | — | — | — | — | — | — | — |
| » Zucker- | 1 | 3 | 2 | 9 | 6 | 2 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | |
| » *R.d.g.*, Membr.... | — | | 3 | 0 | 2 | 5 | 5 | 3 | 4 | 1 | 1 | — | — | — | — | — |
| » Zucker-... | — | — | — | — | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | — | — | — |

TABELLE 9. *Hülsenlänge in Kreuzung I, II, IV und V.*

| Kreuzung | Hülsenlänge in mm. 60 | 65 | 70 | 75 | 80 | 85 | 90 | 95 | 100 | 105 | 110 | 115 | 120 | 125 | 130 | 135 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I. Norm. | — | — | — | 1 | 2 | 10 | 9 | 13 | 21 | 11 | 4 | 3 | — | | | — | — |
| *R.d.g.* | — | — | — | 4 | 10 | 7 | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| II. Norm. | — | — | — | — | — | — | — | 3 | 6 | 9 | 12 | 15 | 13 | 8 | 3 | 3 | 1 |
| *R.d.g.* | — | — | — | | 1 | 2 | 4 | 8 | 4 | 2 | 2 | 1 | — | | — | — | — |
| IV. Norm. | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 9 | 13 | 20 | 19 | 7 | 4 | 1 | — | — |
| *R.d.g.* | — | — | — | | — | 1 | 1 | 2 | 8 | 6 | 4 | 2 | — | — | — | — | — |
| V. Norm., Membr. | — | 1 | 0 | 11 | 14 | 21 | 22 | 6 | 5 | — | — | | — | — | — | — | — |
| » Zucker- | — | — | — | 1 | 2 | 2 | 5 | 2 | 3 | 5 | 3 | 2 | — | — | — | — | — |
| » *R.d.g.*, Membr. | 4 | 5 | 2 | 8 | 3 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| » Zucker- | — | — | 1 | 0 | 2 | 3 | 0 | 2 | 1 | — | — | — | — | | — | — | |

und Zuckererbsenserien. Der Krümmung der Hülse liegen wahrscheinlich mehrere Faktoren zugrunde [RASMUSSON (1927) hat schon in einem Fall zwei *Cp*-Faktoren festgestellt]. Ein Besprechen der erwähnten Koppelungen im Anschluss an das vorliegende Material wäre unter solchen Verhältnissen zwecklos. Dasselbe gilt für die Hülsenlänge contra den in Frage stehenden Faktoren. Das Material ist ausserdem zu klein um eine genauere Bearbeitung in erwähnter Hinsicht zu gestatten, wenn es auch im übrigen hierzu Anlass gegeben hat.

Es wird in dieser Frage hier nur beabsichtigt die die Krümmung und Länge der Hülse transformierende Wirkung des Allelenpaares für dünne — dicke Hülsenwand und Membranhülse — Zuckererbsenhülse hervorzuheben. Ob die Pleiotropie (hier im weitesten Sinne) von genotypischer, rein physiologischer oder morphologischer Art ist, habe ich nicht konstatieren können. So wie sie sich hier äussert, dürfte sie indessen kaum durch Koppelung allein erklärbar sein. Ich hoffe indessen, dass begonnene Untersuchungen nähere Aufschlüsse geben werden.

| *Zuckererbsenhülse.* | *Hülse mit dicker Membran.* |
| --- | --- |
| *nnBtaBtb*: mehr oder weniger spitze Hülse. | *nnBtaBtb*: stumpfere Hülse (bei Individuen *NBtaBtb* hat An- oder Abwesenheit von Membran keine Wirkung). |
| Grössere Hülsenlänge. | Verkürzung der Hülsenlänge (gilt sowohl *N*- wie *n*-Individuen). |
| *nn*: stärker gekrümmte Hülse. | *nn*: geradere Hülse (bei *N* kein sicherer Effekt). |

## SCHLUSSWORT.

Auch in spaltenden Generationen von Kreuzungen zwischen *R. d. g.* und anderen Typen, bei denen hinsichtlich Membran keine Spaltung stattfindet, kommen Individuen mit mehr oder weniger ausgesprochen stumpfen Hülsen vor. Es muss demnach auch andere Eigenschaften geben, die dem Effekt von *n* in dieser Hinsicht entgegenwirken. Ohne nähere Untersuchungen kann man nicht mit Bestimmtheit nachweisen, welche Faktoren hier wirksam sind, und das vorliegende Material ist allzu gering um eine in Einzelheiten gehende Korrelationsberechnung zu motivieren. Nach dem Augenscheine zu urteilen scheint es indessen als ob im bisher bearbeiteten Material kürzere Hülsen stumpfer und weniger gekrümmt wären. Eine Serie von Kreuzungen zwischen *R. d. g.* und mehreren anderen Sorten von verschiedenem Typus sind unter Bearbeitung und werden, bei Gelingen, Material zu einem gründlichem Studium des Faktors (oder des Genenkomplexes) liefern, dessen phänotypische Manifestation ich als »*R. d. g.*-Typus» bezeichnet habe. Dieser Aufsatz soll nur eine vorläufige Mitteilung darstellen, die hauptsächlich ein deutliches Beispiel dafür bringen soll, dass der gewöhnliche Effekt eines Faktors durch die Wirkung eines anderen *genetischen* Faktors so vollständig unterdrückt werden kann, dass zwei Allelogene sich als gleicher Phänotypus manifestieren.

Eigentlich kann man von einer solchen Wirkung von *n* nicht nur hinsichtlich des Hülsenendes sprechen, sondern auch, wie wir gesehen haben, in bezug auf die Hülsenlänge und die Krümmung der Hülse, wenn auch die Erscheinung hierbei, wo man es wahrscheinlich mit mehreren Faktoren zu tun hat, nicht so klar zum Ausdruck kommt als wenn es sich um eine qualitative, monohybride Eigenschaft, wie stumpfes bzw. spitzes Hülsenende im hier berührten Falle, handelt Auch der im Vorstehenden behandelte Membranfaktor (wahrscheinlich

*V*) hat in gewissen Fällen eine derartige transmutierende Wirkung gezeigt.

Der behandelte Fall ist gewissermassen mit dem in den meisten Lehrbüchern erwähnten *Primula*-Fall und mit dem von ÅKERMAN (1922) beschriebenen, wo ein *Avena*-Biotypus, der bei schwachem Licht grün ist, bei stärkerer Belichtung gelb wird — um nur ein paar Fälle zu nennen — identisch. Es besteht nur der Unterschied, dass was in diesen Fällen durch die äusseren Milieuverhältnisse bedingt wird, in dem in diesem Aufsatz behandelten Fall durch genetische Faktoren bewirkt wird.

Die folgende Übersicht mit fingierten Faktorsbezeichnungen soll die angeführten Beispiele demonstrieren:

*A* = Faktor für grüne Blattfarbe bei *Avena sativa* } bei normalem Tageslicht.
*a* = » » gelbliche » » » » }

Schwächeres Licht: *a* phänotypisch = *A* (bei durchfallenden Licht besteht jedoch ein schwacher Unterschied zwischen *A* und gegen grün modifiziertem *a*).

*A* = Faktor für rote Blumenfarbe bei *Primula sinensis* } bei niedriger Tem-
*a* = » » weisse » » » » } peratur.

Bei hoher Temperatur: *A* phänotypisch = *a*.

*A* = Faktor für stumpfe Hülse bei *Pisum sativum* } bei Anwesenheit von *N*.
*a* = » » spitze » » » » }

*nn*: *A* phänotypisch = *a* (bei *R. d. g.* und einigen Individuen in spaltenden Generationen).

Der hier behandelte Fall zeigt auch wie relativ der Begriff Dominanz eigentlich ist und wie man aus dem Verhalten einer Kreuzung in $F_1$ ohne einer weiteren Untersuchung von spaltenden Generationen leicht fehlerhafte Schlüsse ziehen könnte.

## ZITIERTE LITERATUR.


1. HALLQVIST, C. 1921. The inheritance of the flower colour and the seed colour in *Lupinus angustifolius*. — Hereditas II.
2. RASMUSSON, J. 1927. Genetically changed linkage values in *Pisum*. — Hereditas X.
3. WELLENSIEK, S. J. 1925. Genetic Monograph on *Pisum*. — Bibliographia Genetica II.
4. ÅKERMAN, Å. 1922. Untersuchungen über eine in direktem Sonnenlichte nicht lebensfähige Sippe von *Avena sativa*. — Hereditas III.

# GENETIC STUDIES IN POLEMONIUM

## II. EXPERIMENTS WITH CROSSES OF P. MEXICANUM CERV. AND P. PAUCIFLORUM WATS.

BY *C. H. OSTENFELD*
COPENHAGEN

(With a coloured plate)

SINCE the publication of my short report on some genetic studies in *Polemonium coeruleum* (1923) [1] I have extended my studies and also taken other species into culture. Meanwhile the progress of my studies is very slow, and I do not find the time ripe to report on the continuation of the investigations concerning the crosses of the different races of *P. coeruleum* and their behaviour in later generations, but I am giving here a short paper on crosses between species of the genus.

---

It is rather difficult to obtain other species of *Polemonium* than *P. coeruleum* for culture, as the plants which are grown in the botanical gardens under various names, in most cases are only *P. coeruleum*, as far as can be judged from the specimens grown from the seeds required from the seed catalogues of the gardens. Nevertheless I have succeeded in having in culture some other species, viz. *P. mexicanum* CERV., *P. pauciflorum* WATSON, *P. filicinum* GREENE, *P. reptans* L., *P. carneum* A. GRAY and *P. pulcherrimum* HOOK.

In 1923 I received 61 nos. of seed samples of *Polemonium* from 31 botanical gardens and under 20 different species names; only 7 were given as *P. coeruleum*. It appeared that 42 nos. were *P. coeruleum*, and the other species present were *P. filicinum*, *P. mexicanum*, *P. pulcherrimum*, *P. reptans* and *P. pauciflorum*.

Again in 1924 47 nos. of seed samples from 18 botanical gardens and under 22 different names were received; 6 were given as *P. coeruleum* (one wrongly); the result was: 37 *P. coeruleum* and the others were *P. filicinum*, *P. carneum*, *P. pulcherrimum*, *P. reptans* and *P. pauciflorum*. As also the other species were not at all rightly

[1] See Hereditas, vol. IV.

named, the names of the *Polemoniums* growing in the botanical gardens are quite unreliable.

In several cases I have got positive results when crossing some of these species and I do not doubt that it is possible to get crosses between most of them, but most often only sterile hybrids.

Species crosses in the genus have been recorded as made by W. Focke and C. Correns.

Focke (1893) mentions a hybrid (only one specimen) between *P. flavum* and *P. coeruleum*, and Correns (1903) tells us that he has got many, but always sterile hybrids between the same two species. When his *P. coeruleum* was a white-flowered one the $F_1$ were all white-flowered, and when it was the typical blue-flowered *P. coeruleum*, the $F_1$ were all blue-flowered.

Lingelsheim (1920) found in the Breslau Botanical Garden amongst *P. reptans* one specimen which he explains as a hybrid between *P. reptans* and *P. coeruleum*; but he has not actually made the cross. Also this hybrid was sterile. K. V. Ossian Dahlgren (1924) who published a very interesting report on his genetic studies in *P. coeruleum* at about the same time as mine, mentions these cases, but has no species crosses of his own to add.

As to the taxonomical part of my work I refer to the treatment of the genus published by A. Brand in his monograph of the family in »Das Pflanzenreich» (1907).

## POLEMONIUM MEXICANUM CERV. × PAUCIFLORUM WATS.

In our Botanical Garden the garden inspector Mr. A. Lange in 1912 found amongst *P. mexicanum* raised from seeds sent from Kew Gardens under the name of *P. mexicanum* some specimens of a *Polemonium* which he suspected to be a hybrid between *P. mexicanum* and *P. pauciflorum*; he sent part of this plant to Dr. Brand who agreed with him in this supposition. I have since seen the same hybrid in sowings of *Polemonium mexicanum*, partly from our own garden and partly from other botanical gardens and it struck me that this hybrid between the two outwardly very different looking species was not wholly sterile as the other hitherto reported species crosses within the genus. I thought, therefore, it well worth while to try to obtain this hybrid under controlled conditions, and I found soon that it was not difficult to cross the two said species. These species and

their hybrids have furthermore the advantage, that they flower in the same year in which they have been sown.

Both species have their home in Mexico and have only been collected spontaneously in few places, according to A. BRAND (l. c.). They are easily grown in culture and have consequently become rather common plants in the botanical gardens, as they set seeds very freely. BRAND considers *P. mexicanum* as belonging to the section or subgenus *Eupolemonium* PETER, while *P. pauciflorum* is referred to the section *Melliosma* PETER. Thus, if this dividing into sections arranged by A. PETER in 1871 and kept by A. BRAND in 1907 is correct, the two species should be far distant from each other. The ease by which they are crossed, does not seem to agree with this supposition. On the other hand the crosses between species within the section *Eupolemonium* have hitherto given only sterile hybrids, thus probably showing a less pronounced affinity.

I. Some plants raised in 1923 (23/67) from seeds from Cambridge Botanical Garden, received under the name of *P. mexicanum*, were *P. mexicanum*, others looked like the above mentioned hybrid *P. mexicanum* × *pauciflorum*. These plants which were not absolutely protected from cross fertilisation produced in 1924 a progeny ($F_2$) (24/5) of a little more than 100 individuals which showed a distinct polymorphous splitting in relation to the length and colour of the corolla, the length of the style and of the stamens, the intensity of glandulosity, vigour, shape of the leaves etc. Most of them were thrown away, but some of them were isolated and self-fertilised. They gave in 1925 a $F_3$ (25/23) of 11 plants which again showed the same splitting. One of these $F_3$ plants was again self-fertilised and gave in 1927 an offspring, which was sown in the spring of 1928 and gave 41 individuals of $F_4$, still splitting. I mention this series although it has not been treated in a satisfying manner because it behaves like the following series which was duly controlled.

II. A plant of *P. mexicanum* (seeds from Gothenburg, 23/65) was in 1923 crossed with *P. pauciflorum* (seeds from Bremen, 23/57). The $F_1$ (24/3) consisted of 6 individuals all alike and intermediate and like the above mentioned supposed hybrid. This $F_1$ gave in 1925 after fertilisation amongst themselves in $F_2$ 16 plants (25/21 and 25/22) which flowered in 1926 and showed a distinct splitting, and the third hybrid generation $F_3$ raised in 1928, gave 54 individuals, also splitting (28/2). Self-fertilising of a plant of the $F_1$ was repeated in 1925 and sown in

1926 (26/51 a) with the result of only 3 plants (splitting) and in 1928 I had another $F_3$ of 93 individuals, also splitting (28/9).

III. A third series of this cross came from *P. mexicanum* (24/2: offspring of 23/65 from Gothenburg) crossed with *P. pauciflorum* (23/62, from Amsterdam), in 1925. The $F_1$ in 1926 was only one plant (26/49) which was self-fertilised and in 1928 gave 46 individuals of the same polymorphous kind as in the former series.

The two parent species are very unlike each other. It is not possible to mention all the differences and I restrict myself to the flower characters. In *P. pauciflorum* (Pl. I, Fig. 3) the corolla is yellow, most often with a tinge of red-brown, 28—34 mm long and the calyx teeth are long and linear and more or less spreading. In correlation to the long corolla the style is long. In *P. mexicanum* (Pl. I, Figs. 1 and 2) the corolla is blue with a short whitish tube, only 3—4 mm long, the style is short and the calyx teeth are shortly triangular and appressed to the tube. In $F_1$ (Pl. I, Fig. 4) we get a corolla which is more or less pale bluish with a tinge of reddish and with a pale, often whitish tube, the length of which is 11—12 mm; the calyx teeth are spreading and narrow as in *P. pauciflorum*, but shorter. Also the length of the style is intermediate.

In $F_2$ (Pl. I, Figs. 5—10) the colour of the corolla shows all kinds of shades from nearly whitish with faint tinge of pink-lilac, to reddish-blue, the yellow colour of *P. pauciflorum* manifestes itself mostly in a pale yellowish tinge in the tube; more rarely we get a yellowish red corolla. Also the length of the corolla tube and the shape of the calyx teeth show many different stages between those of the two parent species. In a ruff manner it is possible to arrange the plants of $F_2$ in three groups: (1) reddish or somewhat yellow-reddish corolla with a tube of 10—14 mm, (2) nearly whitish corolla with a tube of 10—14 mm, and (3) pale-bluish corolla with a tube of 6—8 mm, but in $F_3$ the behaviour is still more complicated.

## LENGTH OF THE COROLLA IN MM.

| | | |
|---|---|---|
| *P. pauciflorum* | (25/70) | 30,5 — 31 — 33 — 34. |
| » » | (24/69) | 28— 29— 30— 30— 30— 30—30—31—31 —31 —33,5— 34—34. |
| » » | (25/27 a: $F_1$ of 23/62) | 31— 31— 31— 31,5 — 34. |
| » » | (23/57) | 28 — 29. |

*P. mexicanum* × *pauciflorum* $F_1$ (24/3): 11—12—12—12—12—12.
» » $F_2$ (25/21): 10—10—11; all ♀.
» (and 25/22): 6—7—7—7—8—8—8; pale bluish.
: 6—6,5—7—7—12 × 8—8,5; nearly whitish.
: 13—14; yellow-reddish.
: 10—9 × 11—11,5—5 × 12; pale reddish.

*P. mexicanum* (25/24 ɔ: $F_2$ of 23/65): 3—3—3,5—3,5—7 × 4.

The length of the style is very variable. In most cases it is not longer than the corolla, as in the two parent species, in which it is either shorter than or as long as the corolla (in late flowers of *P. mexicanum* it happens that the style exceeds the corolla in length); but in some cases we get an individual with the style much longer than the short and open corolla, thus making a quite strange impression on the observer. These long-styled rare individuals have some flowers with styles more than twice exceeding the corolla, others with considerably shorter styles hardly exceeding the corolla, and I am not able to find any stability in the length of the style. Partly at least it has some relation to the season and other outward conditions.

The fertility of the hybrids seem to become better in later generations. In $F_1$ the sterile individuals are not rare, but as it of course is necessary to use the fertile ones for further cultures, it follows that in $F_2$ and $F_3$ we get only fertile plants. These are not as fully fertile as the parents, but still they contain rather many good seeds in each capsule when fertilised by insects as well as artificially.

Hitherto I have not had my attention sufficiently drawn upon the behaviour with regard to protandry, protogyny or homogamy. I can only say that the plants seem in this respect to be fluctuating.

## POLEMONIUM PAUCIFLORUM × MEXICANUM.

As the length of the style is so much different in the two species, being ca. 8 times longer in *P. pauciflorum* than in *P. mexicanum*, it

was a priori very interesting to try to make the reciprocal cross, using *P. pauciflorum* as the female parent and *P. mexicanum* as the male, in which case the pollen of *P. mexicanum* would have to grow the long way through the long style of *P. pauciflorum*. I have tried this cross several times, but always without any reliable positive result.

The first time I tried it was in 1925; I crossed a *P. pauciflorum* (24/7 ɔ: offspring of *P. pauciflorum* 23/62 from Amsterdam) with *P. mexicanum* (24/2 ɔ: offspring of *P. mexicanum* from Gothenburg) and also another *P. pauciflorum* (25/70 from Sophia, received under the name *P. flavum*) with the same *P. mexicanum* (24/2). In both cases (26/47 and 26/48) I got a few seeds which when sown gave one and two (respectively) plants. These plants were exactly like the female parent and their offspring (the capsules were quite full of seeds) was also true *P. pauciflorum* (8 individuals, 28/6). On the other hand, if I tried after emasculation to cross them with *P. mexicanum* as male again, the result was quite negative.

The second time I crossed *P. pauciflorum* (25/70) with *P. mexicanum* (25/24 ɔ: offspring of 24/2) both in July and in September in 1927, but got no developed seed at all; and the same was the case with a cross between *P. pauciflorum* (23/57 from Bremen) with the same *P. mexicanum*. Finally in 1928 I tried the same cross again and with the same negative result. I believe, therefore, that the cross *P. pauciflorum* × *mexicanum* is not possible, and the reason is probably the quite natural one, that the pollen of *P. mexicanum* with its short corolla and short style does not have sufficient growing force to penetrate through the long style of *P. pauciflorum* into the eggs. That I obtained three *pauciflorum*-individuals in my first experiment, is due to the accident, that I had not been cautious enough when I emasculated the *P. pauciflorum* used, a few pollengrains must have been left on the inner surface of the corolla tube and have self-fertilised the said flowers.

We have thus here a new case in which *one cross (P. mexicanum × pauciflorum) is easily made and the hybrid rather fertile, while the reciprocal cross (P. pauciflorum × mexicanum) is impossible, probably owing to the differences in the length of the style of the two parent species.*

## BACK-CROSSING OF P. MEXICANUM × PAUCIFLORUM.

In order to see the results of back crossing the $F_1$ (24/3) was in 1925 crossed back with *mexicanum*: *P.* [*mexicanum* × *pauciflorum*] ×

*mexicanum*. The offspring was one vigorous plant with nearly white corolla with a faint pink tinge (26/52). This was again crossed with *P. mexicanum* and in 1928 I had 64 sister-plants of the double back-cross (28/8) all of which showing the hybrid nature, but with a distinct inclination towards *P. mexicanum*, much more so than by self-fertilisation of the hybrid *P. mexicanum* × *pauciflorum*. But the full falling back to the parents was not yet obtained, it requires still one or several more generations.

So far the cytology of the species and the hybrids has not been worked out, but Dr. HENNING E. PETERSEN has begun this study.

## OTHER SPECIES CROSSES.

Two other crosses have been made, but the $F_1$ seems to be sterile:

1) *P. filicinum* × *coeruleum* (*album micropetalum*) gave 7 sterile plants with *blue* corollas (Pl. I, Fig. 11). This hybrid is not rarely seen in cultures raised from seeds from botanical gardens where *P. filicinum* is grown together with *P. coeruleum*. I have got it from three botanical gardens at least.

2) *P. carneum* × *coeruleum* (Pl. I, Fig. 12) gave 5 self-sterile plants with pinkish to pink-violet flowers. It seems as if it is possible to cross this hybrid back with the parents.

### EXPLANATION OF PLATE I.

Upper row: to the left, two different flowers of *P. mexicanum* and to the right one flower of *P. pauciflorum*.

Second row: $F_1$ of *P. mexicanum* × *pauciflorum*.

Third and Fourth rows: flowers of 6 individuals of $F_2$ of *P. mexicanum* × *pauciflorum*. Note the extraordinarily long style in Fig. 8.

Fifth row: to the left, $F_1$ of *P. filicinum* × *coeruleum*, to the right, $F_1$ of *P. carneum* × *coeruleum*.

All painted by Miss G. H. OSTENFELD.

## LITERATURE CITED.

1. BRAND, A. 1907. Polemoniaceæ, in ENGLER: Das Pflanzenreich IV, 250.
2. CORRENS, C. 1903. Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 21.
3. DAHLGREN, K. V. O. 1924. Vererbungsversuche mit *Polemonium coeruleum*. Hereditas, V.
4. FOCKE, W. O. 1893. Beobachtungen an Mischlingspflanzen angestellt im Sommer 1892. — Abh. d. Naturwiss. Ver. Bremen. 12.
5. LINGELSHEIM, A. 1920. *Polemonium coeruleum* × *reptans* (*P. Limprichtii* LINGELSH.), die erste sichergestellte Hybride der Gattung. — Österreich. Bot. Zeitschrift, 69.
6. OSTENFELD, C. H. 1923. Genetic studies in *Polemonium coeruleum*. — Hereditas, IV.

# EINE EINFAKTORIELLE REZESSIVABWEICHUNG IN BEZUG AUF DIE FARBE DER SAMENSCHALE BEI PHASEOLUS

VON *ERNST NILSSON*
HÄLSINGBORG, SCHWEDEN

---

IN einer Samenpartie der schwedischen Bohnensorte *Apollo* (eine Pedigreesorte von Weibullsholm), die zu jener Gruppe von Bohnenvarietäten gehört, die in Schweden als »Braune Bohnen» bezeichnet werden, fand ich im Vorfrühling 1925 eine geringere Anzahl Samen, die von der normalen Samenfarbe der Sorte durch eine viel hellere solche abwichen. Die Sorte Apollo hat eine Samenfarbe, die am ehesten als gelbbraun bezeichnet werden kann, während die abweichenden Samen eine grau-gelb-weisse Farbe (Chamois) hatten. Nach OSTWALD's Farbensystem ist Apollos Farbe *4,5 ic* und die des abweichenden Typus *3,5 gc* an neuem Material des Jahres (bekanntlich verändert sich die Samenschalenfarbe von Bohnen mit zunehmendem Alter oft in hohem Grade). — (Bei der Bestimmung der Farbe habe ich eine von der deutschen Samenfirma ERNST BENARY herausgegebene, gute Farbenkarte vom System OSTWALD benützt. Für die genetische Forschung dürfte dieses das geeignetste der bisher erschienenen sein). — Das Hilum hat bei beiden Typen die gleiche, fast weisse Farbe und die Mikropyle wird bei beiden durch einen dunkelbraunen Punkt markiert, der doch bei Apollo etwas dunkler ist. Die Strophiola und auch der dunkle Ring um das Hilum ist bei Apollo merkbar dunkler. Im übrigen sind die beiden Samentypen einander vollkommen gleich (siehe Fig. 1—2).

Abweichende Samentypen bei Bohnen gehören keineswegs zu den Seltenheiten. Vizinismus ist bei dieser Art im Gegenteil so häufig, dass jederman der sich etwas eingehender mit ihr beschäftigt, in der Regel jedes Jahr mehrere Abweicher findet. Meistens werden diese von den Samenbauern oder jedenfalls von den Samenhändlern entfernt sobald sie erscheinen, demnach in der Regel in der Ernte der nach dem Vizinismus erhaltenen $F_1$-Pflanzen. Es gehört daher zu den Seltenheiten wenn man in einer Handelspartie von Bohnen Spaltungspro-

dukte antrifft, sondern meistens werden nur Samen mit $F_1$-Schale angetroffen. Dies gilt natürlich nur, wenn die spontane Kreuzung zwischen zwei Typen erfolgt ist, die durch die Kombination phänotypisch abweichende Samen bilden. Bei spontanen Kreuzungen zwischen Typen mit gleichem Samenschalengenotypus oder zwischen solchen genotypisch verschiedenen, aber phänotypisch gleichen Typen, die bei Synthese oder Spaltung sich phänotypisch nicht manifestieren, wird die Kreuzung nicht entdeckt. Spontane Kreuzungen zwischen z. B. verschiedenen Stämmen der gleichen Sorte oder verschiedenen Pflanzen innerhalb einer Populationssorte verbleiben deshalb unentdeckt, wenn das Material nicht zum Gegenstand einer eingehenden Analyse gemacht wird. Auch die Spaltungsprodukte können ungestört damit fortsetzen den Stamm bzw. die Sorte mehr und mehr heterogen



Fig. 1 Reihe 1: Die Sorte »Apollo». — Reihe 2: Der Rezessivabweicher.

zu machen. Dies ist wahrscheinlich der Grund, weshalb eine zur Züchtung vorgenommene Linienauswahl (nach meiner Erfahrung) bei Bohnen bessere praktische Resultate gibt als bei Erbsen, die bei uns sehr ausgesprochen selbstbefruchtend sind. »Die Natur» führt nämlich in dieser Weise eine Serie verschiedener Kombinations- und Transgressionskreuzungen aus (nach der in der Züchtungsarbeit gebräuchlichen Terminologie), deren Früchte sich der Züchter durch Linienauswahl direkt zugutemachen kann.

Bei der Entdeckung des genannten hellen Abweichers dachte ich ihn mir natürlich zuerst als das Ergebnis einer spontanen Kreuzung. Die wenigen Samen desselben, die ich finden konnte, wurden im Frühjahr 1925 ausgesäet und ergaben als Resultat eine Parzelle mit drei Pflanzen, die bei der Ernte alle helle Samen lieferten. Auch einige Samen der Mutterpartie wurden gleichzeitig in einer Parzelle aus-

gesäet, die vier Pflanzen gaben. Diese lieferten »normale» Samen. Nächstes Jahr, 1926, bekam ich also 7 Parzellen, 4 nach normalsamigen und 3 nach hellsamigen Pflanzen. Diese letzteren Parzellen zeigten sich bei der Ernte als konstant hellsamig. Zwei von den »normalen» Pflanzen herstammende Parzellen waren konstant gelbbraun, während eine Parzelle nach gelbbrauner Pflanze im Verhältnis 17 gelbbraune : 3 hellsamige Pflanzen spaltete. Die Mutterpflanze von 1925 zu dieser Parzelle ist also in bezug auf das Allelenpaar für die Eigenschaften gelbbraune—helle Samenschale heterozygotisch gewesen.

Die rückständige, von gelbbrauner Mutterpflanze herstammende Parzelle gab 8 Pflanzen mit normal gelbbraunen Samen, eine Pflanze mit schwarzen und eine Pflanze mit marmorierten Samen. Die Nachkommen nach diesen beiden letzten Pflanzen spalteten im Jahre 1927

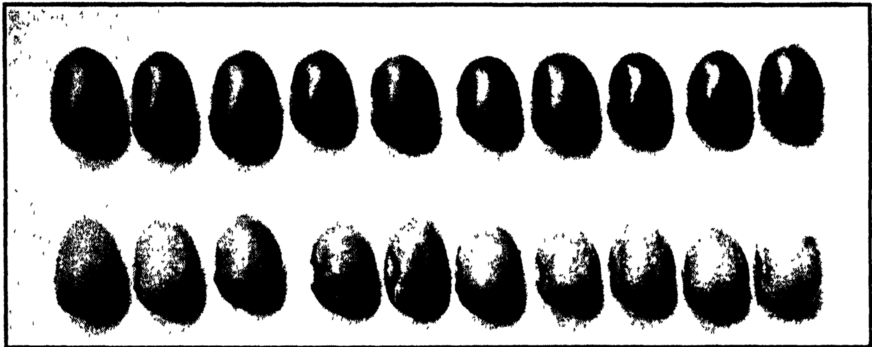


Fig. 2. Das gleiche Objekt in gleicher Ordnungsfolge wie in Fig. 1.

kompliziert. Die in Rede stehenden Pflanzen waren wahrscheinlich $F_1$-Pflanzen nach zwei spontanen Kreuzungen von 1925 mit der Mutterpflanze der Parzelle, in der sie entdeckt wurden.

Die Nachkommen nach den Pflanzen der Parzelle, die 1926 in 17 normale : 3 helle spalteten, wurden 1927 näher untersucht. Die drei Pflanzen mit hellen Samen ergaben drei konstant hellsamige Parzellen und die 17 Pflanzen mit normal gelbbraunen Samen ergaben 7 konstant normale Parzellen und 10 spaltende Parzellen mit einem summierten Verhältnis von 143 normalen : 49 hellen. Aus diesen spaltenden Parzellen wurde die Ernte von 40 Pflanzen mit normalen Samen zu weiteren Versuchen herausgenommen. Diese gaben im Jahre 1928 konstant normale und spaltende Parzellen im Verhältnis von 27 : 13. Das Verhältnis für die spaltenden Parzellen war 195 normal gelbbraunsamige : 66 hellsamige Pflanzen.

Die Ernte von den normalen Pflanzen der oben geschilderten Parzellen, die 1926 8 normale und 2 Pflanzen ergaben, die wahrscheinlich auf spontane Kreuzungen im Jahre 1925 zurückzuführen sind, wurde gleichfalls 1927 ausgesäet. Von den von diesen Pflanzen herstammenden Parzellen waren 7 konstant normal, während eine 21 normale Pflanzen und eine graubraune gab. Die Nachkommen nach dieser letzteren gaben 1928 eine Spaltung in 5 graubraune : 1 gelbbraune : 1 chamoisfarbene : 3 weisse. Von 5 der 21 normalen Pflanzen stammten 5 im Jahre 1928 gebaute Parzellen, die alle konstant normal waren. Hier haben wir es sicherlich mit einer neuen spontanen Kreuzung zu tun, die 1926 erfolgt ist. Im übrigen muss die Linie als konstant normal bezeichnet werden.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Genealogie des untersuchten Materials, die das mitgeteilte Anbauprotokoll übersichtlicher machen dürfte.

Dass der abweichende helle Typus im Verhältnis zu normal Apollo rezessiv ist, kann demnach nicht in Zweifel gezogen werden. Sämtliche Spaltungszahlen sind in Tab. 2 zusammengestellt. Leider ist das Jahr 1927 für die Kultur von Bohnen und natürlich nicht weniger für genetische Untersuchungen mit dieser Pflanzenart geradezu verhängnisvoll gewesen, was zur Folge hatte, dass die Individuenanzahl per Parzelle im Jahre 1928 nicht mehr als etwa ein Drittel der normalen erreichte. Dass die Spaltungszahlen mit einer so kleinen Individuenanzahl sehr unregelmässig ausfallen müssen, ist ganz natürlich. Trotzdem legt das Resultat der zahlenkritischen Behandlung für die Auffassung der Spaltung als monohybrid ohne Komplikationen in keinem Falle Hindernisse in den Weg. Die Schlusssumme für alle Spaltungszahlen gibt sogar ein ganz ideales Verhältnis (mit zwei Dezimalen). — (Man könnte es möglicherweise für überflüssig erachten, die kleinen Individuenzahlen der Parzellen des Jahres 1928 zahlenkritisch zu behandeln; da es sich hier aber um das Feststellen einer sogenannten Verlustmutation handelt, darf eine solche Arbeit kaum unterlassen werden).

Die Verteilung der Parzellen im Jahre 1927 war: 7 konstant normale, 10 spaltende und 3 konstant helle, und im Jahre 1928: 13 konstant normale und 27 spaltende (Nachkommen nach hellsamigen Pflanzen wurden dieses Jahr nicht gebaut), also fast genau 1 : 2. Bei einer so geringen Individuenanzahl per Parzelle wie 1928 hat man indessen keine Sicherheit dafür, dass die hinsichtlich der dominierenden Eigenschaften konstanten Parzellen wirklich von homozygotischen

Pflanzen abstammen. Erst bei einer Anzahl von 27 Pflanzen erreicht der Quotient Diff. gefunden — theoretisches Verh. : $m_D$ den Wert 3, wenn man mit 3 : 1 als theoretisch erwartetem Verhältnis rechnet, und die Parzelle nur »normale» Pflanzen enthält. Der Verteilung der Parzellen auf konstante und spaltende kann deshalb in diesem Falle keine

TABELLE 1. *Übersicht über das Untersuchungsmaterial.*

| 1925 Phänotypus | 1925 Genotypus | 1926 Phänotypus | 1926 Genotypus | 1927 Phänotypus | 1927 Genotypus | 1928 Phänotypus |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 Parzelle: 2 normale | *AA* | 2 Parz.: konst. norm. | *AA* | | — | — |
| 1 Parzelle: 1 normal ×× [1] | *AA* | 1 Parzelle: 7 norm. | *AA* | 7 Parz.: konst. norm. | *AA* | |
| | | 1 Parzelle: 1 normal × | Samen kompliz. heteroz. | 1 Parzelle: 1 graubraune ($F_1$-Pfl.) | kompliz. heteroz. | 1 Parzelle: 5 graubraune, 1 gelbbraune, 1 chamois, 3 weisse |
| | | | *AA* | 1 Parzelle: 21 norm. | *AA* | 5 Parz.: konst. norm. |
| | Samen kompliz. heteroz. | 1 Parzelle: 1 schwarze ($F_1$—Pfl.) | kompliz. heteroz. | 1 Parz.: kompliz. Spalt | kompliz. | Einem anderen Forscher übergeben |
| | Samen kompliz. heteroz. | 1 Parzelle: 1 marmorierte ($F_1$-Pfl.) | kompliz. heteroz. | 1 Parz.: kompliz. Spalt. | kompliz. | |
| 1 Parzelle: 1 normal | *Aa* | 1 Parz.: spaltend 17 norm.: 3 helle | *AA* | 7 Parz.: konst. norm. | *AA* | — |
| | | | *Aa* | 10 Parz.: spaltend 143 norm.: 49 helle | *AA* | 13 Parz.: konst. norm. |
| | | | | | *Aa* | 27 Parz.: spaltend 195 norm.: 66 helle |
| | | | | | *aa* | — |
| | | | *aa* | 3 Parz.: konst. helle | *aa* | |
| 1 Parz.: 3 helle | *aa* | 3 Parz.: konst. helle | *aa* | | — | |

[1] × bedeutet spontane Kreuzung.

TABELLE 2. *Die Spaltungszahlen.*

| Jahr und Generation | Linie | Stammt von der Linie | Anzahl | | Pro 4 | | $\pm m_k$ | $D:m_k$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | normale | helle | normale | helle | | |
| 1926. $D_1$ [1] ........... | 4 | — | 17 | 3 | 3.40 | 0.60 | 0.388 | 1.03 |
| 1927. $D_2$ ........... | 1264 | 4 | 9 | 7 | 2.25 | 1.75 | 0.433 | 1.73 |
| » ........... | 1265 | » | 13 | 6 | 2.74 | 1.26 | 0.397 | 0.66 |
| » ........... | 1266 | » | 20 | 7 | 3.08 | 0.92 | 0.340 | 0.24 |
| » ........... | 1267 | » | 14 | 4 | 3.11 | 0.89 | 0.408 | 0.27 |
| » ........... | 1268 | » | 16 | 2 | 3.55 | 0.45 | 0.408 | 1.35 |
| » ........... | 1270 | » | 14 | 6 | 2.80 | 1.20 | 0.388 | 0.52 |
| » ........... | 1271 | » | 24 | 7 | 3.10 | 0.90 | 0.311 | 0.32 |
| » ........... | 1274 | » | 8 | 5 | 2.46 | 1.54 | 0.480 | 1.12 |
| » ........... | 1276 | » | 9 | 1 | 3.60 | 0.40 | 0.548 | 1.09 |
| » ........... | 1277 | » | 16 | 4 | 3.20 | 0.80 | 0.388 | 0.52 |
| Summe 1927 | | | 143 | 49 | 2.98 | 1.02 | 0.125 | 0.16 |
| 1928. $D_3$ ........... | — | 1264 | 20 | 3 | 3.48 | 0.52 | 0.361 | 1.33 |
| » ........... | — | » | 6 | 2 | 3.00 | 1.00 | 0.613 | 0.00 |
| » ........... | — | » | 6 | 1 | 3.43 | 0.57 | 0.655 | 0.66 |
| » ........... | — | » | 4 | 2 | 2.67 | 1.33 | 0.707 | 0.47 |
| » ........... | — | » | 4 | 2 | 2.67 | 1.33 | 0.707 | 0.47 |
| » ........... | — | » | 4 | 1 | 3.20 | 0.80 | 0.774 | 0.26 |
| Summe | — | » | 44 | 11 | 3.20 | 0.80 | 0.234 | 0.86 |
| 1928. $D_3$ ........... | — | 1265 | 8 | 2 | 3.20 | 0.80 | 0.548 | 0.37 |
| » ........... | | » | 7 | 2 | 3.11 | 0.89 | 0.577 | 0.19 |
| » ........... | — | » | 5 | 3 | 2.50 | 1.50 | 0.613 | 0.82 |
| » ........... | — | » | 5 | 1 | 3.33 | 0.67 | 0.707 | 0.47 |
| Summe | - | » | 25 | 8 | 3.03 | 0.97 | 0.302 | 0.10 |
| 1928. $D_3$ ........... | - | 1266 | 8 | 5 | 2.46 | 1.54 | 0.480 | 1.12 |
| » ........... | — | » | 9 | 2 | 3.27 | 0.73 | 0.522 | 0.52 |
| » ........... | — | » | 6 | 4 | 2.40 | 1.60 | 0.548 | 1.10 |
| » ........... | — | » | 5 | 5 | 2.00 | 2.00 | 0.548 | 1.83 |
| » ........... | — | » | 7 | 2 | 3.11 | 0.89 | 0.577 | 0.19 |
| » ........... | — | » | 4 | 3 | 2.29 | 1.71 | 0.655 | 1.08 |
| » ........... | — | » | 5 | 1 | 3.33 | 0.67 | 0.707 | 0.47 |
| Summe | — | » | 44 | 22 | 2.67 | 1.33 | 0.213 | 1.55 |
| 1928. $D_3$ ........... | — | 1268 | 9 | 4 | 2.77 | 1.23 | 0.480 | 0.48 |
| » ........... | — | » | 11 | 1 | 3.67 | 0.33 | 0.500 | 1.34 |

[1] Laut HERIBERT-NILSSONS Terminologie (1920).

TABELLE 2. (Forts.).

| Jahr und Generation | Linie | Stammt von der Linie | Anzahl normale | Anzahl helle | Pro 4 normale | Pro 4 helle | ±m_k | D:m_k |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1928. *D* 3 ........... | — | 1268 | 7 | 4 | 2.55 | 1.45 | 0.522 | 0.86 |
| » ........... | | » | 6 | 5 | 2.18 | 1.82 | 0.522 | 1.57 |
| » ........... | | » | 8 | 2 | 3.20 | 0.80 | 0.548 | 0.37 |
| » ........... | - | » | 6 | 2 | 3.00 | 1.00 | 0.613 | 0.00 |
| » ........... | — | » | 5 | 2 | 2.86 | 1.14 | 0.655 | 0.21 |
| Summe | — | » | 52 | 20 | 2.89 | 1.11 | 0.203 | 0.54 |
| 1928. *D* 3 ........... | | 1277 | 14 | 1 | 3.77 | 0.23 | 0.447 | 1.72 |
| » ........... | | » | 8 | 2 | 3.20 | 0.80 | 0.548 | 0.36 |
| » ........... | | » | 8 | 2 | 3.20 | 0.80 | 0.548 | 0.36 |
| Summe | — | » | 30 | 5 | 3.43 | 0.57 | 0.293 | 1.47 |
| Summe 1928 | | | 195 | 66 | 2.99 | 1.01 | 0.108 | 0.09 |
| Summa summarum | | | 355 | 118 | 3.00 | 1.00 | 0.080 | 0.00 |

Bedeutung beigemessen werden, wenn es sich darum handelt die Art der Spaltung festzustellen. Wir können uns deshalb in dieser Hinsicht nur an die direkten Spaltungszahlen in Tab. 2 halten. Diese zeigen indessen, wie schon erwähnt, mit genügender Sicherheit, dass hier eine monohybride Spaltung vorliegt.

Als Grundfaktor für Schalenfarbe haben LUNDBERG und AKERMAN (1917), SIRKS (1920), SHULL (1908) und SHAW und NORTON (1918) einen Faktor konstatiert, der von diesen Autoren mit *P* bezeichnet wird, und der, wies es scheint, den Grund für den gleichen Phänotypus bildet, der den abweichenden, rezessiven Teil meines Materials kennzeichnet. Der Faktor *G* von LUNDBERG und AKERMAN (l. c.) und SIRKS (l. c.) [wahrscheinlich identisch mit TSCHERMAKS (1912) und SHAW und NORTONS (l. c.) Faktor *C* sowie TJEBBES und KOOIMANS (1919) Faktor *B*] verursacht die gelbbraune Farbe, die unsere schwedischen »Braunen Bohnen» kennzeichnet. Wenn wir diese Bezeichnungen benützen, ist die Sorte Apollo als *GP* und der helle Typus als *gP* zu bezeichnen. Beweise dafür, dass diese Faktoren und jene, die sich in meinem Material manifestieren, identisch sind, besitze ich indessen nicht. Nur im Analogieschluss habe ich eine Stütze für die Annahme, dass sie vielleicht, möglicherweise könnte man sagen wahrscheinlich, identisch sind. Hierbei bin ich mir der Gefahren eines bestimmten Schlusses auf solchen Gründen vollkommen bewusst.

Man würde sich denken können, dass der Samen, aus dem sich 1925 die heterozygotische Pflanze (oder schon früher die Ursprungsheterozygote) entwickelt hatte, durch eine spontane Kreuzung zwischen Apollo und einem Biotypus mit der Samenfarbe, die die Rezessive in diesem Material kennzeichnet, entstanden sei. Solchenfalls müsste indessen dieser Biotypus in bezug auf Charaktere wie Blatttypus und Blattgrösse, Art des Wuchses, Blütezeit, Blütenfarbe, Hülsentypus und Hülsengrösse, Samentypus und Samengrösse mit Apollo isogen sein, oder auch eine genotypische Konstitution haben, die einen mit Apollo in dieser Hinsicht übereinstimmenden Phänotypus verursacht. In den genannten Eigenschaften hat nämlich trotz eifrigen Nachforschens weder zwischen verschiedenen Pflanzen in spaltenden Parzellen oder zwischen konstanten Apollo-Parzellen und konstanten hellsamigen Parzellen kein Unterschied festgestellt werden können (die Übereinstimmung in Samenform und Samengrösse geht aus Fig. 1—2 hervor). In den Parzellen, wo die Spaltungen, die in Tab. 1 als das Resultat von spontanen Kreuzungen bezeichnet werden, vorgekommen sind, ist die Variation im Gegensatz hierzu in mehreren Eigenschaften sehr gross gewesen, weshalb man zur Annahme Recht haben kann, dass diese Spaltungen mit der Spaltung Apollo : hellsamige nichts zu tun haben.

Während den 5 Jahren, da ich in »Alnarps Trädgårdars Försöksverksamhet» (Staatliches Forschungsinstitut für Gemüsebau, Alnarp, Schweden) angestellt war, habe ich Gelegenheit gehabt mich mit den meisten europäischen Handelssorten von Bohnen zu beschäftigen, ohne dass ich jedoch eine gesehen hätte, die mit dem hier in Rede stehenden hellsamigen Typus übereinstimmt. Eine Ausnahme bildete ein von Svalöf herstammender Stamm, dessen Samenfarbe und Hülsentypus, soweit ich mich gegenwärtig erinnern kann, recht gut mit demselben übereinstimmte. Dass dieser oder ein anderer Stamm oder eine andere Sorte in bezug auf alle beobachtbaren morphologischen und physiologischen Eigenschaften, ausser der Samenfarbe, mit Apollo so übereinstimmend sein sollte, dass er die hypothetische Elternsorte darstellen könnte, die die hier in Frage stehende Spaltung als das Resultat einer Kreuzung zwischen Apollo und dieser gedachten Sorte erklären können sollte, halte ich doch für höchst unwahrscheinlich oder am ehesten für unmöglich. Sogar verschiedene Stämme von »Braunen Bohnen» unterscheiden sich nämlich meistens in mehreren Eigenschaften ziemlich beträchtlich voneinander, wenn sie auch in Samenfarbe und anderen einzelnen Eigenschaften übereinstimmen.

Meiner Ansicht nach verbleibt kaum eine andere annehmbare Möglichkeit, als die hellsamige Form als eine spontan aufgetretene, in einem Allelenpaar rezessive, im übrigen mit der Ausgangssorte isogene Form, d. h. als den häufigsten Typus einer Verlustmutation, aufzufassen. Als Beweis hierfür können folgende *Tatsachen* angeführt werden:

1) Ein mit der Muttersorte, Apollo, phänotypisch vollkommen übereinstimmender Typus spaltet neben der Rezessivform aus der Heterozygote aus.

2) Die Heterozygote und die zwei aus derselben ausgespaltenen homozygotischen Typen sind in allen untersuchten Eigenschaften ausser Samenfarbe phänotypisch identisch.

3) Die Spaltung ist regelrecht monohybrid.

Dass Apollo eine Pedigreesorte ist, kann dagegen in diesem Falle kaum als Stütze für die Mutationserklärung angeführt werden. Bei *Phaseolus vulgaris* kommen, wie schon früher erwähnt, spontane Kreuzungen so oft vor, dass eine »Linie» dieser Art in der Regel keinesfalls als reine Linie» bezeichnet werden kann (siehe übrigens KRISTOFFERSON 1921, LENZ 1921 a und b, SCHIEMANN 1921)[1]. Schon während der 4 Jahre, die diese Versuche dauerten, haben in dem ziemlich geringen Material nicht weniger als drei spontane Kreuzungen phänotypisch nachgewiesen werden können.

Die Einwände, die NILSSON-EHLE (1921) gegen die Anwendung der von HERIBERT-NILSSON (1916) gegebenen Erklärung der Entstehung von Verlustmutationen auf sein Material von Fatuoidmutationen und Kernfarbemutationen beim Hafer, Chlorophyllmutationen bei der Gerste und Speltoidmutationen beim Weizen macht, und die auch für mehrere andere Mutationsserien gelten können, kommen im hier behandelten Falle nicht in Betracht. »Der Kern» im Spaltungsschema von HERIBERT-NILSSON enthält zur Hälfte konstante, nicht weiter mutierende und zur Hälfte hochspaltende Genotypen. Fortgesetzte Auswahl innerhalb einer Linie *AbaB* sollte, hebt NILSSON-EHLE hervor, bei diesen Voraussetzungen bald zur Homozygotie führen. In meiner Pedigree wurden 1925 Mutterpflanzen vom *A*-Phänotypus zu vier Unterlinien ausgewählt, und von diesen war die eine schon heterozygotisch. Von den drei übrigen Linien wurden im ganzen 14 neue Unter-

[1] Die Einwände, die LENZ (l. c.) gegen die Verwendung der Resultate von nicht isoliertem Material von *Phaseolus vulgaris* zu theoretischen Auseinandersetzungen macht, sind meiner Ansicht nach etwas übertrieben. Es beruht doch in dieser Hinsicht darauf, mit welchen Eigenschaften man arbeitet, welche Schlüsse und wie man diese zieht.

linien nach untenstehendem Schema aufgezogen (in diesem sind Pflanzen nur mit einem Buchstaben, Parzellen mit einem Buchstaben in Klammern angegeben):

| 1925 | 1926 | 1927 | 1928 |
| --- | --- | --- | --- |
| 1*A* | 1(*A*) | | |
| 1*A*—— | -1(*A*) | | |
| 1*A*- | 7*A* | -7(*A*) | |
| | 1*A*—— | 5*A* - - | 5(*A*) |

Zwei der schliesslichen Unterlinien sind durch einmalige Auswahl aus der Mutterpedigree, 7 durch zweimalige Auswahl und 5 durch dreimalige Auswahl entstanden. Die Verlustmutation ist in keiner dieser Unterlinien zum Vorschein gekommen (ich sehe hier von den spontanen Kreuzungen ab und behandle die dritte 1925-Linie wenigstens als phänotypisch konstante *A*-Linie). Die spaltende Linie entstand, wie erwähnt, aus einer schon bei der ersten Selektion heterozygotischen Pflanze, weshalb ich nicht weiss, ob diese Pflanze ihrerseits von einer wirklich konstanten Mutterpflanze herstammt oder nicht. Die Unterlinien, die konstante *A*-Linien gewesen sind, haben eine so geringe Individuenanzahl aufzuweisen gehabt, dass sie ebensogut in höherem Verhältnis spaltend, scheinbar konstant wie wirklich konstant gewesen sein können (Alles laut HERIBERT-NILSSONS Theorie). Auch wenn eine Heterozygote nach vieljähriger Selektion in der Linie erschienen ist, kann dies nicht als Beweis gegen die Theorie von HERIBERT-NILSSON angeführt werden, insofern es das in Frage stehende Material betrifft. Mit so grossem Vizinismus wie hier kann die Entstehung einer monohybriden Heterozygote sehr wohl durch spontane Kreuzungen zwischen Individuen der konstanten monomeren Hälfte des »Kerns» (*AbAb* und *aBaB*) und der hochspaltenden (*AbaB* und *aBAb*) erklärt werden. Diese Kreuzungen können sich nach der Theorie nicht manifestieren bevor sie Gelegenheit bekommen *abab*-Individuen auszuspalten.

Auf den in dieser Arbeit behandelten Fall kann also die Mutationserklärung HERIBERT-NILSSONS sehr wohl angewendet werden. Damit will ich indessen nicht behaupten, dass es sich wirklich so verhält. Es liegt ebensowenig ein Beweis dafür wie dagegen vor. Um die Theorie zu widerlegen, ist in diesem Falle indessen wegen der Pollinationsverhältnisse notwendig, dass man mit wiederholter Auswahl in isoliertem Material arbeitet.

Wenn wir im vorliegenden Falle annehmen, dass eine Verlustmutation sensu stricto wirklich stattgefunden hat, kann die ursprüngliche Heterozygote meines Materials durch eine Mutation 1924 entstanden sein, ein Ausspaltungsprodukt nach einer früher erfolgten Mutation oder das Ergebnis einer spontanen Kombination zwischen einer *a*-Gamete von einer früheren Mutation und einer *A*-Gamete von einer *AA*- oder *Aa*-Pflanze darstellen. Welcher dieser Fälle hier vorliegt lässt sich nicht entscheiden, gleichwie ob die gedachte Veränderung auf eine Gameten- oder Zygotenmutation zurückzuführen ist.

Die Feststellung eines Falles von »Verlustmutation» hat natürlich an und für sich ein gewisses Interesse. Aber es scheint mir als ob die unifaktoriellen Rezessivabweichungen mit Vorteil als Versuchsobjekt innerhalb eines anderen Gebietes der Genetik, nämlich der Inzuchtforschung, ausgenützt werden könnten. Verfügt man über zwei Formen einer Art, die ausser hinsichtlich eines Allelenpaares isogen sind, hat man auch ein Material, das darüber Aufschluss geben können soll, ob Heterozygotie oder Dominanz an und für sich einen Einfluss auf die Vitalität besitzt. Bei Kreuzung zwischen einer Rezessivmutante und der Mutterform hat man in $F_1$ die Eigenschaften Dominanz und Heterozygotie verwirklicht, wobei alle Einflüsse von eventuellen direkt auf die Vitalität einwirkenden Faktoren, d. h. in vielen Fällen von unkontrollierten und vielleicht unkontrollierbaren Genenkombinationen, eliminiert sind. Man hat allerdings Heterozygotie bzw. Dominanz nur in einem Anlagepaar, was natürlich teils ein Nachteil ist, aber, wie erwähnt, auch ein Vorteil sein kann, da die Eigenschaften, deren Wirkung man untersuchen will, als einziges Differenzglied vorhanden sind. Gesammelte Erfahrungen von mehreren derartigen Versuchen würden vielleicht für die Lösung des Inzuchtproblems von Wert sein.

## ZITIERTE LITERATUR.


1. HERIBERT-NILSSON, N. 1916. Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd XXXIV.
2. — 1920. Ein Übergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas, Bd I.
3. KRISTOFFERSON, KARL B. 1921. Spontaneous crossing in the garden bean, *Phaseolus vulgaris*. Hereditas, Bd II.
4. LENZ, F. 1921 a. Über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd XXV.

5. LENZ, F. 1921 b. Zur weiteren Fragestellung über die Befruchtungsart der Bohnen. Ibid.

6. LUNDBERG, J. FR. och ÅKERMAN, Å. 1917. Iakttagelser rörande avkomman av en spontan korsning mellan tvenne former av *Phaseolus vulgaris*. Sv. Utsädesför. Tidskr.

7. NILSSON-EHLE, H. 1921. Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoidmutationen beim Hafer. Hereditas, Bd II.

8. SCHIEMANN, E. 1921. Fremd- und Selbstbefruchtung bei Bohnen nach Ausleseversuchen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd XXV.

9. SHAW, J. K. and NORTON, J. B. 1918. The inheritance of seed coat-colors in garden beans. Mass. Agr. Exp. St. Bull. 185.

10. SHULL, G. H. 1908. A new Mendelian ratio and several types of latency. Americ. Naturalist, Bd XLII.

11. SIRKS, M. J. 1920. De analyse van een spontane boonenhybride. Genetica, Bd II.

12. TJEBBES, K. und KOOIMAN, H. N. 1919. Erfelijkeidsonderzoekingen bij boonen. Genetica, Bd I.

13. TSCHERMAK, E. v. 1912. Bastardierungsversuche an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd VII.

# ON THE NATURE OF THE SEX CHROMOSOMES IN HUMULUS

BY *Ö. WINGE*

GENETIC LABORATORY OF THE ROYAL VETERINARY AND AGRICULTURAL COLLEGE, COPENHAGEN

---

IN a previous work (1923) I stated that in *Humulus lupulus* and *H. Japonicus* a morphologically demonstrable pair of sex chromosomes occurred, to be easily observed in the pollen mother cells of the heterogametic male plant. I supposed that the larger chromosome was the *X*-chromosome, the smaller one the *Y*-chromosome, but could not more closely account for it, and had not studied somatic divisions, which might be expected to give information in this respect.

Having thoroughly revised my observation and having investigated also somatic divisions of plants of both sexes I can give a final account of the sex chromosomes in the two *Humulus* species and so throw a light on the real nature of the sex chromosomes in these plants. In a work, now old (1914), I stated that the number of chromosomes in *H. lupulus* was $n = 10$, while in *H. Japonicus* it was $n = 8$, and I showed that in accordance with this there were 20 chromosomes in the cells of the ovary wall in the former species and 16 in the latter. Accordingly, in both cases female plants were concerned. In a tapetal cell of an anther, which was in a characteristic diakinesis-like stage, I could, however, in *H. Japonicus* count 17 chromosome pairs, and in my Fig. 26 (Plate 1) I delineated this number, the origin of which I discussed, but could not at the time explain otherwise than by supposing that one of the chromosome pairs had been cut in two. If I had had more somatic nuclear plates at my disposal in investigating male plants, I should have seen that just here there are always 17 chromosomes, but in female plants only 16.

Unfortunately I subscribed in later works (1917, 1923) to TOURNOIS' view (1914) that both species had $n = 10$. This was due to the fact that at an occasionally repeated examination of my reduction division preparations I ascertained that there could be a higher number than 8 in the anaphase, which is now explained by the fact that the chromosomes of the *Japonicus* male plant part with 8 and 9 to the two poles.

A short while ago -- by the way, after I had in the main completed the present investigation — KIHARA's work (1928) on the sex chromosomes in *H. Japonicus* was published, in which he shows that in the reduction division in the pollen mother cells 8 and 9, respectively, move to the two poles, and in which he thinks to be able to lay down that the formula of the somatic cells is $14 + X + X$ (= 16) in the female plant and $14 + X + Y + X$ (= 17) in the male plant. He thinks especially to have ascertained that in the reduction division a median $X$ moves to one pole and two terminal $Y$-chromosomes to the other, quite in accordance with the conditions which he formerly, in co-operation with ONO, beautifully had demonstrated in *Rumex acetosa* (1923). Already in my above mentioned paper on sex chromosomes in some dioecious plants (1923) I had referred to KIHARA's and ONO's work and had pointed out the considerable correspondance with the cytological picture in the diakinesis of *H. Japonicus* where three chromosomes, arranged in a row, are observed very distinctly; but I maintained that the reduction division in spite of this did not take the same course as in *Rumex*. Here, accordingly, is an incongruity with KIHARA's opinion, which, however, I can now fully account for, and which shows that my work from 1923 and KIHARA's work from 1928 are both incomplete, even though both contain some correct observations.

The renewed investigations of the sex chromosomes in *Humulus* have to me been another instance, how much we are inclined to overlook, in spite of the creditable clearness of the preparations, just as the sex chromosomes themselves in plants through a long series of years were overlooked in spite of direct attempts at demonstrating their existence (i. a. STRASBURGER) and in spite of the fact that they are clearly seen in the old preparations concerned.

In what follows we shall give a brief account of the chromosome conditions in the two *Humulus* species.

## HUMULUS JAPONICUS.

*Somatic nuclei.* — In accordance with KIHARA (1928) I have in somatic nuclear plates, which were examined in sections of root tips, found 16 chromosomes in female plants (Figs. 1 and 2), and 17 in male plants (Figs. 3, 4, 5), which also so far agrees with my observations from 1914, only that I at that time, as sex chromosomes in plants were still not known, sought to explain away the 17 chromosomes of the male plant.

*The reduction division.* — A study of the reduction division had formerly (1923) led me to the view that in the diakinesis of the pollen mother cells were observed 3 chromosomes, arranged in a row, which make out the sex chromosome complex, and that these chromosomes at the reduction division could be seen as consisting of a larger one, produced by a fusion (end to end) of two neighbouring chromosomes in the row, and a smaller one.

When now KIHARA (1928) in his material, as mentioned, has observed that out of the three chromosomes, arranged in a row, the two terminal chromosomes (the *Y*-chromosomes) move to one pole



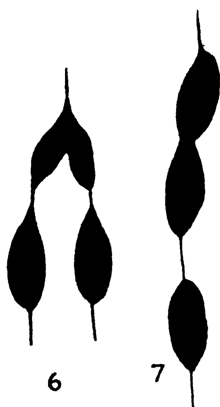

Figs. 1—5. *Humulus Japonicus.* 1—2: Somatic plates from female root tips with 16 chromosomes. 3—5: Same, from male root tips, with 17 chromosomes. × ab. 3000.

and the median (*X*) to the other pole, this is due to the fact that *H. Japonicus* has several ways of reduction division of the sex chromosomes, as it takes place, now according to one, now according to the other method, even in the same pollen sac. My investigations have shown that the reduction division at some places most frequently takes place in the manner described by KIHARA, at other places most frequently in the manner described by me.

It will be understood that this fact collides with the supposition that the three sex chromosomes, arranged in a row, consist of a median *X* and two *Y*'s as supposed by KIHARA; for if the midmost of the two is always an *X* and the two terminals are *Y*'s, one way of reduction will lead to the formation of pollen with *X* and 2 *Y*, while the other

way of reduction must necessarily give pollen with $Y$ and $X + Y$; but these four sorts of pollen will not all be able to enter into the cycle of the plant in a harmonious wise.

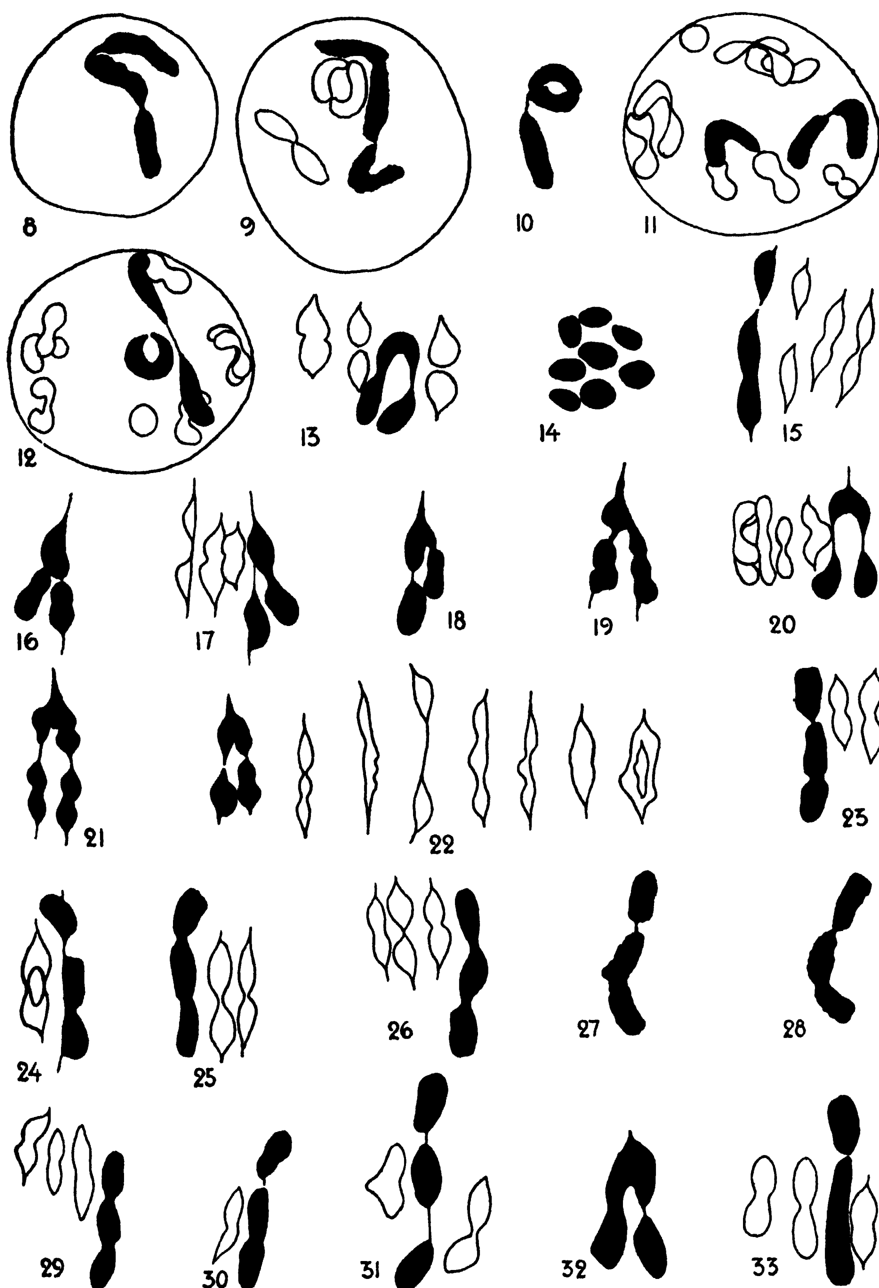
Two solutions to the problem are here a priori supposable. — The sex chromosome complex consists really of an $X$ and two $Y$'s; but then their method of conjugation cannot always be as described by KIHARA, but must be, now $Y + X + Y$, now $X + Y + Y$. According to the former method of conjugation KIHARA's picture (Fig. 6) would result, according to the latter the picture described by me (Fig. 7). — Or the three chromosomes, arranged in a row, in the male plant are three $X$-chromosomes, of which now the two terminals go to one pole, the median moving to the other; now the two neighbouring chromosomes to one pole and the third to the other. The formula of the male plant thus will be $14 + 3X$, that of the female plant $14 + 2X$.



Figs. 6–7. The 2 types of reduction division in pollen mother cells of *Humulus Japonicus*. Schematically.

After a closer investigation I have no doubt that this last explanation is the correct, for the three chromosomes look quite alike when they lie distinctly separate in line; the special form, displayed by the median chromosome when the two terminals move together to one pole, is only due to the influence of the mechanical powers and does not denote any actual difference in the three sex chromosomes. So I shall in what follows designate all as $X$.

Figs. 8—33 show various pictures of reduction division in the pollen mother cells of *H. Japonicus*, of which the position of the sex chromosomes will be clear. In the diakinesis the three $X$-chromosomes are oftenest seen lying in a row, attached end to end. Pictures of this were already reproduced in my earlier work (1923) and are further to be seen e. g. in Fig. 8. — In Fig. 9 the position is the same but two of the $X$'s have entered into a more intimate connection so that they form a greater unity between them. In Fig. 10 the two $X$-chromosomes form a circle to which the third chromosome is attached so that it touches one joining place of the two others; evidently it is the homologous ends of all three chromosomes that in this way touch each other. Figs. 11 and 12 show one $X$-chromosome lying isolated and the two others attached end to end. In short, a good deal of variation in the method of conjugation




Figs. 8—33. *Humulus Japonicus.* Reduction division in pollen mother cells. The black chromosomes are the sex chromosomes, except in Fig. 14. Explanation, see text × ab. 3000

is seen, and a corresponding variation occurs in the heterotypical metaphase and anaphase, which are illustrated in the following Figs.

If the metaphase plates from the pole are examined, we shall oftenest find 8 partners at one pole and 9 at the other, as demonstrated by KIHARA (1928), the three chromosomes lying as shown in Fig. 13, but even though this is the rule we shall also sometimes find 8 unities at both poles, the autosomes being grouped in 7 pairs, while the three *X*-chromosomes lie in a row directed from pole to pole. In Fig. 14 such a nuclear plate is shown; in Fig. 15 the sex chromosomes and some autosomes are viewed from the side.

A closer observation shows that even in cases in which the median *X*-chromosome in the beginning is situate nearest to one pole and the two terminals nearest to the other, it will rather frequently happen that the median will draw one of the terminals after it to its pole. This is e. g. undoubtedly the case in Figs. 16, 17 and 18, and probably also in 19. It is impossible always to decide where one of the terminals will end; it seems in fact to depend on a mere accident. It is sure that it sometimes follows KIHARA's scheme, as e. g. in Figs. 20 and 21, and also in Fig. 22 where all chromosomes have been placed in a row after being delineated with a prism in their natural position.

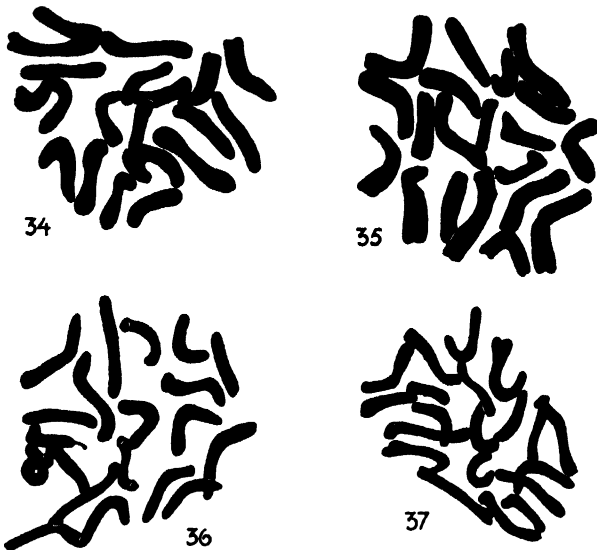
Even though KIHARA's observation concerning the distribution of the sex chromosomes in the reduction division thus is correct in the case of certain nuclear plates, however, it does not apply to all, nay, the method of reduction, first described by me, is often far more frequent. I reproduce for further illustration a series of pictures of sex chromosomes, arranged in a row, in the Figs. 23—30, and moreover in Figs. 31—33 three reduction divisions, which are situate in the same field of view, of which the midmost (Fig. 32) is in accordance with KIHARA's description, while the two others (Figs. 31 and 33) show three sex chromosomes, arranged in a row. In Fig. 33 two of the *X*-chromosomes are quite conjugated, while in Fig. 31 all are separate; just this last picture gives a good impression of the similarity in the appearance of the three sex chromosomes, and I have no doubt that they are not only apparently identical; but that the explanation of the different method of reduction is that the the male plant of *H. Japonicus* possesses three *X*-chromosomes, of which the two, which happen to move to the same pole, in the reduction division are equivalent to a *Y*.

It is only here to be added that by examination of a few male plants, which bore some female flowers, which proved able to fertilize,

although the germ formation was not too good, I found an apparently normal male set of sex chromosomes in the pollen mother cells.

## HUMULUS LUPULUS.

*Somatic nuclei.* — A study of the somatic nuclei corroborates my previous statements (1914, 1917, 1923) that the diploid chromosome number is 20, and here is the same number in the male and the female plant. Figs. 34—35 are nuclear plates from root tips of female plants, Figs. 36—37 from root tips of male plants. I have




Figs. 34—37. *Humulus lupulus.* 34—35: Somatic plates from female root tips. 36—37: Same, from male root tips. All plates with 20 chromosomes. × ab. 3000.

not been able to ascertain any positive difference in the appearance of male and female nuclear plates in spite of the fact that they must actually differ, the male plant having $X + Y$ and the female plant $X + X$.

*The reduction division.* — The diakinesis shows beside the autosome gemini also the sex chromosome pair, of which I said in 1923 (l. c.): »A particular pair of sex chromosomes is always visible, consisting of one shorter and one very long chromosome, attached end to end. The long chromosome is generally constricted at or near the middle, and may thus sometimes suggest the impression of three chromosomes one after the other in a row». I remarked further that the

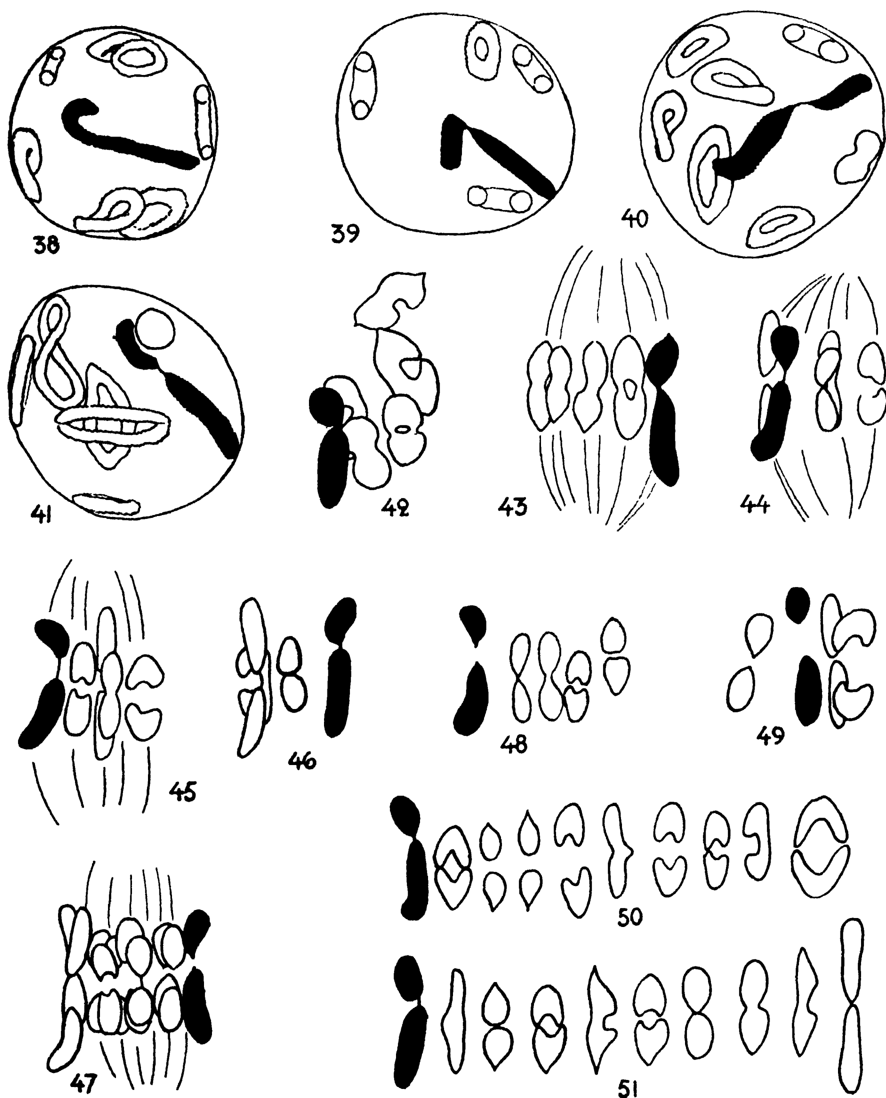
constriction was rarely visible in the metaphase, and that an *X*- and a *Y*-chromosome of different size moved each to its separate pole. My Figs. 1—5 from 1923 illustrated this. —

This constriction at the middle of the larger chromosome is not so common in my later preparations as might be supposed from the above description, and in the late diakinesis it has quite disappeared. The two odd partners that lie in a row (this is no hindrance to the possibility that they may have been parallely conjugated in the early prophase) are sometimes separate only by a narrow interspace (Fig. 38); more frequently they are to be seen removed to a farther distance from each other and connected by an exceedingly thin thread (Figs. 39—41).

In the metaphase and the anaphase the *X*—*Y*-chromosome pair is seen very distinctly (Figs. 42—51), and their appearance is everywhere rather constant. Here a bipartition of the large chromosome never takes place, as in *H. Japonicus*. Only one pair of autosomes is of the same size as the large sex chromosome, as shown in Figs. 45, 46, 47, 50 and 51, while the rest of them are smaller. From the two last Figs., which represent all chromosome pairs in the reduction division, projected out in a row, it is shown that the partners of the large autosome pair (on the right in the Figs.) now form a ring, now lie in a row, and this different position does not denote different stages of the reduction division, but is a fact.

The above observations of *H. lupulus* are in the main only a corroboration of my work from 1923 and I have in vain sought to ascertain further, whether the large sex chromosome or the small one is twice present in the female plant, which would give direct information as to which of them is *X* and which is *Y*. In spite of the fact that the size of the large sex chromosome in the metaphase of the reduction division is only reached by one of the autosome pairs it has neither by direct observation nor by measuring of the chromosomes, but only by analogical conclusion been possible to decide which of the odd partners is the *X*- and which is the *Y*-chromosome. If the large partner was *X*, the female somatic nuclear plates must be supposed to show 4 especially large chromosomes, viz. the large autosome pair and the two *X*'s. If the small partner was *X* we must find only two large chromosomes, viz. the autosome pair. The somatic metaphases, however, show much less variation in the length of the chromosomes than might be expected, to judge from the picture of the reduction division. I have by careful measuring of the twenty chromosomes in a good female somatic nuclear

plate found the following lengths, expressed in microns: 5,3—4,9—4,7 4,5—4,1—4,2—4,2—4,1—4,0—4,0—4,0—3,9—3,9—3,7—3,7—3,1—3,1—3,1—




Figs. 38—51. *Humulus lupulus.* Reduction division in pollen mother cells. The black chromosomes are the sex chromosomes. × ab. 3000.

3,3—3,2, which do not give any information whatever in the direction wished for, just as the difference between the larger chromosome and the smaller one on the whole seems slighter than the one ascertained in

the reduction division. It is to be remarked that the large autosome pair has a median constriction.

If, however, the cytological conditions of the two *Humulus* species are compared, it cannot presumably be doubted that the large sex chromosome of *H. lupulus* corresponds to the bivalent sex chromosome of *H. Japonicus.* As above mentioned this consists of two *X*'s, which are sometimes separate, sometimes fused together and in the last case are quite similar to the large *lupulus* chromosome. So we must characterize the conditions in *H. lupulus* to the effect that the large sex chromosome is here always a unity, which only occasionally in the early diakinesis shows reminiscenses of its original double-nature and so we have here a real *Y*-chromosome before us. After this the sex chromosome complex of Common Hop thus consists of a larger *Y* and a smaller *X*.

## DISCUSSION.

My view that the *Y*-chromosome in *Humulus lupulus*, as regards its origin, is a double-*X*, which a comparison with its relative, *H. Japonicus* undoubtedly shows, the female plant here having 2 *X*'s, while the male plant has 3 *X*'s of which two are often fused together into a greater unity (*Y*), cannot be said to be in conflict with common views on the genetic nature of the sex chromosomes. The sex determination is on point of principle decided by the balance between the genetic unities, drawing in male and female direction, which are distributed on the chromosomes, and through investigations of the sex determination in *Drosophila melanogaster* it has been directly demonstrated that individuals with one *X*-chromosome are male, while the presence of two *X*'s produces female sex, as also the experiments of GOLDSCHMIDT and others have proved that the difference between male and female is in the main of a quantitative kind.

While it is found in the *Protenor* type that the male has one *X* and the female two *X*'s, i. e. that the male is »haplo-*X*», the male plant of *Humulus Japonicus* is »triplo-*X*», and the chromosome complex of the male plant of *H. lupulus* is derived from this.

Whether the sex chromosome complex in general can be supposed to have arisen by haploid or triploid presence of one of the autosomes is, I think, uncertain. Investigations of sex chromosome complexes in dioecious species belonging to a province of relationship of hermaphrodites might possibly throw light on this question.

## SUMMARY.

In continuation of author's previous investigations of sex chromosomes in *Humulus* species and other dioecious flowering plants it is shown that the female plant of *Humulus Japonicus* has 14 + 2*X* in the diplophase and the male plant 14 + 3*X*. In the pollen mother cells the three *X*-chromosomes in the diakinesis, are lying now in a row, now in another way. In the reduction division the median moves to one daughter cell and the two terminals to the other, as shown by KIHARA, or one of the terminals moves to one pole and the two others, which are often fused into a larger one (*Y*), to the other. In somatic plates the two *X*'s of the male plant are always separate.

In *H. lupulus* the formula of the female plant is 18 + 2*X* and that of the male plant 18 + *X* + *Y*. Although the *Y*-chromosome is never completely divided here, it must be regarded as homologous to 2 *X*-chromosomes. The *Y*-chromosome thus is the larger of the two sex chromosomes. Author touches on the possibility that the sex chromosome complex also elsewhere can be connected with haploid or triploid presence of an autosome.

## LITERATURE CITED.

1. KIHARA, H. 1928. On the chromosomes of *Humulus japonicus*. — The Bot. Magazine, *42*.
2. KIHARA, H. and ONO, T. 1923. Cytological studies on *Rumex* L. I and II. — Ib., *37*.
3. TOURNOIS, J. 1914. Études sur la sexualité du Houblon. — Ann. des. Sciences Nat., *19*.
4. WINGE, Ö. 1914. The pollination and fertilization processes in *Humulus lupulus* L. and *H. Japonicus* SIEB. et ZUCC. — Comptes rendus du Lab. Carlsberg, *11*.
5. — 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. — Ib., *13*.
6. — 1923. On the sex chromosomes, sex determination, and preponderance of females in some dioecious plants. — Ib., *15*.

# CYTOLOGICAL INVESTIGATIONS OF THE GENUS AESCULUS L.

## WITH SOME OBSERVATIONS ON AESCULUS CARNEA WILLD., A TETRAPLOID SPECIES ARISEN BY HYBRIDIZATION

BY *AAGE SKOVSTED*

GENETIC LABORATORY OF THE ROYAL VETERINARY AND AGRICULTURAL COLLEGE, COPENHAGEN

---

A priori it would be supposed that *Aesculus* would be a rather favourable subject for cytological investigations, as the flowers have rather many stamens (7 or 8), and each stamen has two large sacs with many pollen-grains. So in the spring of 1928 I undertook fixations of flower buds of the *Aesculus* species found in The Botanical Garden of the University of Copenhagen.

The first fixations were undertaken in Carnoy's fluid; but because of illness the buds stood in the fixation fluid for 72 hours. However it appeared at a later fixation for 4 hours that the long stay in the fixation fluid had done no harm. But *A. parviflora*, which was not sufficiently developed till the month of August was fixed for 5 minutes in Carnoy's fluid and then for 24 hours in Nawaschin's chromic acetic acid formaldehyde mixture in the modification which KARPECHENKO mentions (1927, cf. J. CLAUSEN 1927). The result of this last mentioned method of fixation proved itself excellent, and the fixation was considerably better than that in the pure Carnoy's fluid, thus all shrinking of the plasma failed to appear.

The colouring proved independent of the fixation fluids, and caused some difficulty. Thus Heidenhain's haematoxylin proved inapplicable, the colour in the chromosomes being differentiated away long before the colour in the plasma. Colouring by means of iodine gentiana violet showed the same tendency as colouring with Heidenhain; but by making the colouring as short in duration as possible (about 15 minutes) and especially by reducing the following mordanting in iodine-potassium iodide to a minimum (15 or 20 seconds at the most), I succeeded in getting available preparations by a long differentiating, of up to 2 hours, in abs. alcohol and clove-oil.

The reduction division does not take place till the buds have reached about half or two thirds of their greatest length.

According to PAX (1893) *Aesculus* is divided into four sections; but I have only had opportunity to investigate representatives of three of these sections, and the cytological difference between them proved rather slight. The number of chromosomes was everywhere the same, namely n = 20, only the *Pavia* group was characterized before the others by having somewhat larger chromosomes.

## THE EUAESCULUS SECTION.

*A. Hippocastanum* L. is a South East European- Central Asiatic species occurring commonly planted in the greater part of Europe. In heterotypical metaphase it shows 20 small chromosomes (Fig. 7).

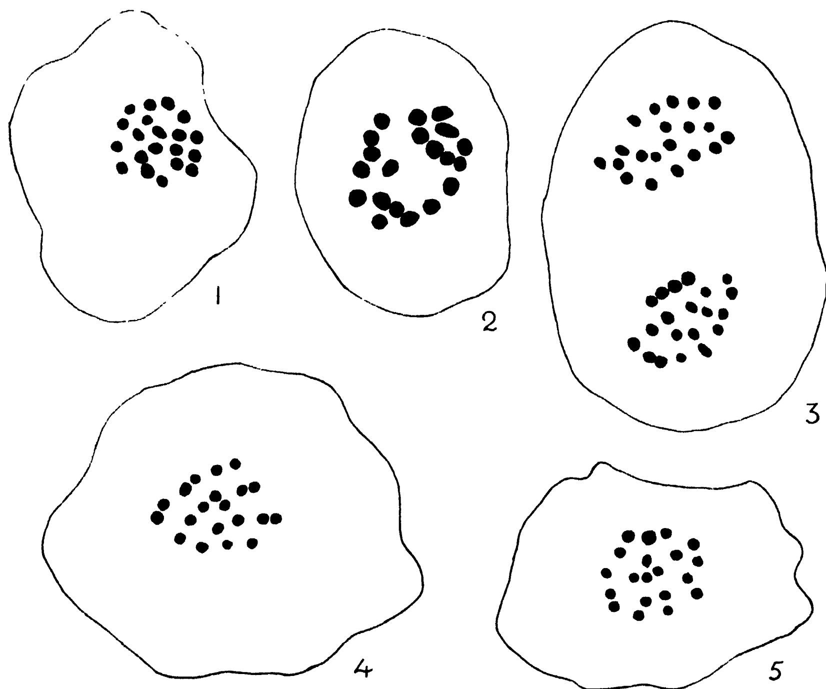



Fig. 1. *A. glabra*, het. metaphase. 2 3. *A. flava*, heterotypical and homotypical metaphase. 4. *A. mutabilis*, het. metaphase. —5. *A. parviflora*, het. metaphase. 3200/1.

*A. glabra* WILLD. is a North American species also with 20 small chromosomes, which in the heterotypical metaphase (Fig. 1) are completely like those of *A. Hippocastanum*.

## THE PAVIA SECTION.

*A. pavia* L. (*Pavia rubra* POIR.) is a North American species. It has also 20 chromosomes, which in heterotypical metaphase (Fig. 6) are considerably larger than those of the two species before mentioned.

*A. flava* AIT. (*A. lutea* WANGENH., *A. octandra* MARSH.) is a North American species, too. In cytological respects it is distinct from all the other investigated species (except *A. mutabilis hort.*), the heterotypical metaphase here only being very short in duration, so that reduction divisions are only found in a quite small zone in the anther, in contrast to the other species, where as a rule the whole anther is found on the same stage of development. Fig. 2 shows heterotypical metaphase, Fig. 3 homotypical metaphase, with 20 chromosomes. The chromosomes here are of about the same size as those of *A. pavia*.

## THE MACROTHYRSUS SECTION.

*A. parviflora* WALT. (*A. machrostachya* MICHX.) is a North American bush. It has 20 small chromosomes of the same size as those of *A. Hippocastanum* and *glabra*. Fig. 5 shows the heterotypical metaphase.

## HYBRIDS.

*A. mutabilis hort.* is a cultivated form of doubtful origin. FOCKE (1881) states that it is descended from a crossing of *A. flava* × *A. pavia*. In a cytological respect it reminds of *A. flava* by having a very short heterotypical metaphase; but the chromosomes seem considerably smaller than those of both supposed parents. It is otherwise cytological constant, with $n = 20$. Fig. 4 shows the heterotypical metaphase.

*A. carnea* WILLD. (*A. rubicunda* LODD.) is a frequently cultivated garden plant, a hybrid between *A. Hippocastanum* and *A. pavia*, thus e. g. FOCKE (1881) states, »scheint öfter in europäischen Gärten zufällig entstanden zu sein».

It looks rather an intermediate type between its two parents: Thus the height is about 20 m. against *A. Hippocastanum* 30 m. and *A. pavia* 8 m. In form and leaves it is like *A. Hippocastanum*, while the colour of the flowers approaches that of the flowers of *A. pavia*. The fruit is next to an intermediate form between the parents; but in the flower diagramme it is clearly distinct from both parents by its bracts (PAVILLARD 1921). In spite of its being a hybrid between species from separate sections, it is, however, rather fertile and constant in its progeny. BEAN (1919) writes thus about it: »Some half a dozen plants

were raised from seed at Kew, about 1896, which are now 20 feet high, and have flowered for several years past. They do not differ in any respect from ordinary *A. carnea*, or from each other, except in the depth of colour in the flowers». This circumstance is then also availed of in practice; »D. F. Poulsen's Planteskole» has kindly informed me that the species normally is propagated by seeds. BEAN is right in saying. »this is rather unusual in the progeny of a hybrid»; but a cytological investigation gives the explanation, the species being cytologically con-

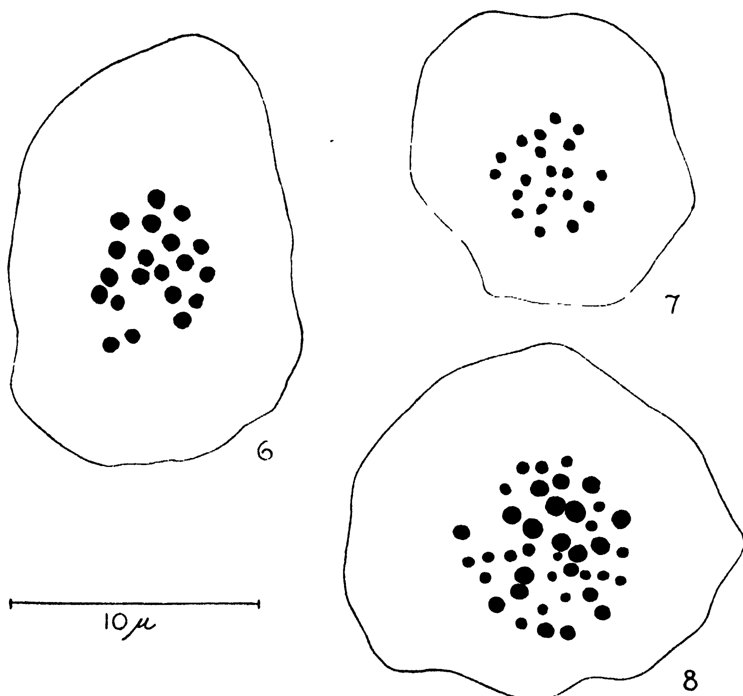



**Fig. 6.** *A. pavia*, **het. metaphase with 20 chromosomes. 7.** *A. Hippocastanum*, **het. metaphase with 20 chromosomes. 8.** *A. carnea* (= *A. Hippocastanum* × *A. pavia*), **heterotypical metaphase with 40 chromosomes, 20 large from** *A. pavia* **and 20 smaller from** *A. Hippocastanum*. **3200/1.**

stant and tetraploid. Fig. 8 shows the heterotypical metaphase and here we can with a rather great certainty distinguish 20 large chromosomes, obviously originating from *A. pavia* and 20 smaller ones, in size corresponding to the chromosomes of *A. Hippocastanum*. *So A. carnea is a morphologically and cytologically constant and clearly distinct species, which has arisen in historical times by species crossing with following indirect chromosome binding.*

Accordingly, *A. carnea* is a fresh example corroborating WINGE'S

well-known hypothesis (WINGE 1917, 1924 and 1926) as to the rise of new species by chromosome doubling after species crossing. It reminds completely of the classical examples of *Primula Kewensis* (PELLEW and DURHAM 1916) and *Nicotiana glutinosa-tabacum* (CLAUSEN and GOODSPEED 1925), nay, it even reminds of *Primula Kewensis* in the fact that there is also here found some variation in the intensity of colour of the flowers (FOCKE 1881, BEAN 1919); only *A. carnea has the advantage* over the two mentioned examples *that here we are able to identify the chromosome set of both parents.*

Since these two investigations a long series has followed showing examples of indirect chromosome binding from widely different provinces of the vegetable kingdom; however, I shall not here more closely mention the individual examples as several summaries exist, e. g. CLAUSEN 1926, JØRGENSEN 1927 and HERIBERT-NILSSON 1928. Only one recent investigation is to be mentioned a little more closely, viz. HERIBERT-NILSSON's investigations of *Salix laurina* (HERIBERT-NILSSON 1928). *Salix laurina* is here stated as being formed as an extravagant type in 1 specimen in an $F_2$ segregation after a crossing of *Salix vimi nalis* × *S. caprea*, which both have 19 chromosomes (BLACKBURN and HARRISON 1924). HERIBERT-NILSSON mentions *S. laurina* as a tetraploid species arisen by chromosome doubling. However, nobody has still succeeded in ascertaining the number of chromosomes of the produced form, just as it is also not known in the well-known cultivated *Salix laurina*. The statement that the number of gemini is about 38--44 in the form produced by HERIBERT-NILSSON would agree excellently with a hybrid between *S. cinerea* ($n = 38$) and *S. phylicifolia* ($n = 44$), which were formerly supposed to be parents of *S. laurina*, as a hybrid like that no doubt would give $2n = 82$. Until the results of more exhaustive investigations are available, it must be regarded as doubtful, whether *Salix laurina* belongs to the series of tetraploid species hybrids.

Now the question is left, when the indirect chromosome binding in *A. carnea* has taken place; such an investigation would be of a special interest, as up till now little information is available as to the question how and when an increase of chromosomes like that takes place (cf. CLAUSEN about *Viola* 1926). FOCKE's statement that the species has arisen rather frequently might make us suppose that the chromosome doubling takes place regularly at once. In order to investigate this relation more closely I undertook a number of crossings of *A. Hippocastanum* × *A. pavia* in the summer of 1928, at the same time undertaking some back crossings of *A. Hippocastanum* × *A. carnea*. In both cases some

crossings were successful, but unfortunately it happened here, as often with this sort of experiment, curious people spoiled the bags with their contents before the fruits were ripe.

I am greatly indebted to my Chief, Professor Dr. O. WINGE for the great interest he has always shown this little work, for his inciting guidance and encouragement and for the amiability with which he always has taken time to assist me and control significant chromosome plates. I am also indebted to the Direction of The Botanical Garden of the University of Copenhagen which most amiably has left me my material; and to Dr. J. CLAUSEN for much good advice [1].

## LITERATURE CITED.

1. BEAN, W. J. 1919. Trees and Shrubs Hardy in the British Isles. Vol. I.
2. BLACKBURN, KATHLEEN B. and HESLOP HARRISON, J W. 1924. A preliminary account of the chromosomes and chromosome Behaviour in the *Salicaceae*. — Annals of Botany XXXVIII, p. 361.
3. CLAUSEN, J. 1926. Genetical and Cytological Investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. — Hereditas VIII, p. 1.
4. — 1927. Chromosome Number and the Relationship of Species in the Genus *Viola*. — Annals of Botany. Vol. XLI, p. 677.
5. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana* II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of WINGE's hypothesis. Genetics 10, p. 278.
6. FOCKE, W. O. 1881. Die Pflanzen-Mischlinge. - Berlin.
7. JORGENSEN, C. A. 1927. The experimental Formation of heteroploid Plants in the Genus *Solanum*. — Journal of Genetics. Vol. XIX.
8. KARPECHENKO, G. D. 1927. The Production of Polyploid Gametes in Hybrids. — Hereditas IX (Festskrift för W. JOHANNSEN $19^{3}/_{2}27$), p. 349.
9. NILSSON, N. HERIBERT. 1928. *Salix laurina*. Die Entwicklung und die Lösung einer mehr als hundertjährigen phylogenetischen Streitfrage. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 24. No. 6.
10. PAVILLARD, J. 1921. A propos de l'*Æsculus rubicunda* LOISELEUR. — Bull. de la Soc. Bot. de France, T. 68, p. 303.

[1] While this paper was in print I came across a paper by C. S. HOAR: Chromosome Studies in *Aesculus* (Bot. Gaz. 84, 1927, p. 156). HOAR is mainly interested in the lagging of chromosomes in supposed hybrids, and his statements of chromosome number are given in a general and somewhat vague manner. As far as can be judged from the figures, HOAR has determined the chromosome number of a type of *A. Hippocastanum* and *georginiana* SARGENT, both with $n = 20$, and *A. rubicunda* (= *carnea*) with $n = 40$. His figure of the latter does not indicate any size difference between the chromosomes.

11. PAX, F. 1893. *Hippocastanaceae.* ENGLER und PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Abt. 5, p. 273.
12. PELLEW, CAROLINE and DURHAM, F. 1916. The genetic behaviour of the hybrid *Primula kewensis*, and its allies. — Journal of Genetics 5, p. 157.
13. WINGE, Ø. 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. — Compt. Rend. Trav. Labor. Carlsberg, XIII, p. 131.
14. — 1924. Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. — La Cellule, XXXV, p. 305.
15. — 1926. Artskrydsningsproblemer i Planteriget. Beretning om Nord. Jordbrugsforsk. Foren:s tredie Kongres. — Oslo.

# SOZIALER AUFSTIEG UND ANTHROPOLOGISCHE AUSLESE

VON *STEN WAHLUND*
STAATSINSTITUT FÜR RASSENBIOLOGIE, UPPSALA

## EINLEITUNG.

DIE Untersuchung der anthropologischen Verhältnisse in den oberen und unteren Gesellschaftsschichten eines Volkes ist eine wissenschaftliche Aufgabe, die in unseren Tagen, namentlich wegen der ungleichen Nativität der verschiedenen Volksschichten, besondere Aktualität besitzt. In der Arbeit LUNDBORG—LINDERS (1926): »The racial characters of the Swedish nation» (im folgenden als »Racial characters» zitiert) wurden die sozialanthropologischen Probleme behandelt. Die Resultate sind besonders deshalb von Interesse, weil die Untersuchungen zum Unterschied von den meisten früheren an einem sehr grossen Material, mehr als 47,000 Individuen, und bei einem Volke, dem schwedischen, vorgenommen worden sind, das sich wegen seiner im Vergleich zu den meisten anderen Völkern relativ grossen Homogenität in bezug auf seine Rassenbeschaffenheit besonders gut als sozialanthropologisches Forschungsobjekt eignet.

In »Racial characters» wurde nachgewiesen, dass die oberen Gesellschaftsschichten in Schweden ausgesprochen grössere Körperlänge besitzen als die unteren. Der Kephalindex (Längenbreitenindex des Kopfes) war in den oberen Schichten der landwirtschaftlichen Bevölkerung etwas höher als in den unteren, zeigte aber im wesentlichen keine grösseren Unterschiede bei den verschiedenen sozialen Gruppen. Der Schulterbreitenindex (Schulterbreite in % der Körperlänge) wies keine sichergestellten Differenzen zwischen den verschiedenen sozialen Klassen auf, obgleich dies bei der Körperlänge der Fall war. Die Oberschicht der Landwirtschaft zeigte einen grösseren Prozentsatz Individuen mit hellpigmentierten Augen als ihre Mittelschicht, und diese ihrerseits einen grösseren als die Unterschicht. In der Gruppe »Industrie, Handel und Verkehr» lagen die Verhältnisse umgekehrt.

Über die anthropologischen Verhältnisse in den verschiedenen Gesellschaftsschichten sind bereits zahlreiche Untersuchungen vorgenommen worden. Der Erste, der die sozialanthropologischen Probleme

zielbewusst zum Gegenstande wissenschaftlicher Forschung gemacht hat, ist AMMON (1893).* Er stellte seine Untersuchungen u. a. an Wehrpflichtigen der badischen Bezirke Karlsruhe und Freiburg an und fand, dass die Langköpfigkeit bei den Städtern stärker ausgesprochen ist als bei den Landleuten. Wenn man den durchschnittlichen Kephalindex sowie den Mittelfehler für AMMONs Gesamtmaterial (alle drei Jahrgänge der Wehrpflichtigen) berechnet, so erhält man in Karlsruhe für die Städter (in der Stadt Geborene und Wohnende) die Zahl 81,5 (± 0,25), für die Landleute 83,0 (± 0,15). In Freiburg sind die entsprechenden Zahlen 81,6 (± 0,33) resp. 83,7 (± 0,16). AMMON teilt die Städter in zwei Gruppen ein: »eigentliche Städter», d. h. diejenigen in der betreffenden Stadt geborenen Wehrpflichtigen, deren Väter ebenfalls in derselben Stadt geboren sind, und »Halbstädter», d. h. diejenigen, welche in der betreffenden Stadt geboren sind, deren Väter jedoch aus irgend einem Landorte Badens stammen. Er glaubt feststellen zu können, dass die »eigentlichen Städter» langköpfiger als die »Halbstädter» sind. Die Mittelwerte des Kephalindex sind in Karlsruhe für die »eigentlichen Städter» 81,1 (± 0,11), für die »Halbstädter» 81,5 (± 0,30); in Freiburg 80,8 (± 0,14) resp. 82,0 (± 0,10).

Eine dritte von AMMON untersuchte Gruppe sind die »Eingewanderten», d. h. in der Stadt wohnende, aber auswärts, in badensischen Orten mit weniger als 12,000 Einwohnern geborene Wehrpflichtige. Er konstatiert, dass die »Eingewanderten» etwas langköpfiger sind als die in ihren Wohnsitzen verbliebenen Landleute, und vergleicht dabei die »Eingewanderten» mit den Einwohnern sämtlicher »bisher gemessener ländlicher Bezirke Badens mit Ausschluss der Städte von mehr als 12,000 Einwohnern». Er vergisst indes, dass dieses Material keineswegs der Population entspricht, aus der die nach Karlsruhe resp. Freiburg »Eingewanderten» hervorgegangen sind [vgl. GUMPLOWICZ (1902)]. Eine eventuelle grössere Langköpfigkeit der in diese Städte Eingewanderten kann ganz einfach darauf beruhen, dass sie sich aus Teilen von Baden mit relativ niedrigem Kephalindex rekrutieren. Nach dem Gesagten ist AMMON also keineswegs berechtigt, seine Schlüsse ohne Analyse der geographischen Herstammung der Eingewanderten zu ziehen. Die Mittelwerte des Kephalindex sind für die nach Karlsruhe »Eingewanderten» 83,1 (± 0,13), für die nach Freiburg 83,0 (± 0,17), für den »ländlichen Durchschnitt» 83,5 (± 0,04).

Wir haben also zeigen können, dass AMMONs Schlussfolgerung, wonach bei der Einwanderung in die Städte eine anthropologische Auslese stattfindet, keineswegs bewiesen ist. AMMON geht indes weiter. Er

vergleicht die »Eingewanderten« mit den »Städtern« und weist nach, dass die ersteren kurzköpfiger sind als die letzteren. Hieraus folgert er, dass die in die Städte Eingewanderten daselbst »eine abermalige Auslese« erfahren. Dafür spricht seiner Ansicht nach auch, dass die »eigentlichen Städter« langköpfiger sind als die »Halbstädter«. Auch hier können wir AMMONs Ergebnis nicht für bewiesen ansehen. Man nehme an, dass sich der Einwandererstrom nach den von AMMON untersuchten Städten im Laufe der Zeit in bezug auf seine geographische Herkunft verändert hat. Diese Annahme hat sehr viel für sich. Man hat Grund zu der Vermutung, dass sich der Einwandererstamm aus immer entfernteren Gegenden rekrutiert hat, je mehr sich die Verkehrsverhältnisse entwickelt haben. Nimmt man nun weiter an, dass die Einwanderer infolgedessen immer mehr Individuen aus relativ kurzköpfigen Gegenden waren, so muss sich der Einwandererstrom anthropologisch in der Richtung auf Kurzköpfigkeit verändert haben. Die »eigentlichen Städter«, welche durchschnittlich Abkömmlinge von früher Eingewanderten sind, müssen daher ceteris paribus langköpfiger werden als die »Halbstädter« und diese ihrerseits langköpfiger als die »Eingewanderten«. Wir sehen also, dass sich AMMONs Resultate sehr wohl dadurch erklären lassen, dass sich die Herkunft des Einwandererstroms nach den grösseren Städten verändert hat. Es is selbstverständlich, dass man keine Schlüsse in bezug auf eventuelle Auslese ziehen kann, bevor man festgestellt hat, welche Rolle diese Verhältnisse spielen. Um dieser Frage auf den Grund zu kommen, dürfte es notwendig sein, eine eingehende genealogische Untersuchung der untersuchten Städter vorzunehmen, um ihre geographische Herstammung festzustellen. Auch ist zu prüfen, inwieweit ungleiche Milieuverhältnisse die Resultate beeinflussen können.

Was die Länge und Breite des Kopfes anlangt, so konstatiert AMMON, dass die längeren und schmaleren Köpfe mit dem Grade der Ansässigkeit in der Stadt immer mehr überhandnehmen.

In bezug auf die Augenfarbe gelangt er zu dem Ergebnis, dass die hellen Augen mit dem Grade der Ansässigkeit zunehmen, dass aber die Eingewanderten unter dem »ländlichen Durchschnitt« der hellen Augen stehen.

Hinsichtlich der Haarfarbe konstatiert AMMON an seinem Material, dass die Eingewanderten dunkler pigmentiert sind als der »ländliche Durchschnitt«. Er erklärt, dies sei zu erwarten, da die Anziehungskraft der Städte auf die das Land bewohnenden Langköpfe am stärksten sei und zwischen der Langköpfigkeit und der braunen Haarfarbe eine

Wechselbeziehung bestehe. Er kommt ferner zu dem Ergebnis, dass die Eingewanderten heller pigmentiert sind als die Städter, und konstatiert, dass in der Stadt eine selbständige Vermehrung der Blonden, unabhängig von der Vermehrung der Langköpfe, stattfindet.

In bezug auf die Hautfarbe bemerkt AMMON, dass mit dem zunehmenden Grade der Ansässigkeit in den Städten die weisse Hautfarbe überwiegt.

Auch wenn wir davon absehen, dass das allzu geringe Material teilweise nicht die von AMMON gezogenen Schlüsse gestattet, so lassen sich auch gegen seine Ergebnisse bezüglich der Länge und Breite des Kopfes sowie der Pigmentierung entsprechende prinzipielle Einwände erheben wie betreffend den Kephalindex.

Nach dem Gesagten ist also AMMONs Behauptung keineswegs bewiesen, »dass es die germanischen Merkmale sind, welche durch die Städte ausgelesen werden». Er konstatiert indes ferner, dass diese Auslese nicht infolge irgendeines Vorzugs dieser physischen Eigenschaften erfolgt, sondern vermöge der Geistesanlagen, die mit der germanischen Abstammung zusammenhängen. Der städtische Wettbewerb stelle höhere Anforderungen an geistige Kraftentfaltung. Er kommt zu dem Schluss, »dass die Geistesanlagen der Germanen heute noch diejenigen sind, welche ein Individuum am leichtesten den Kampf um die Existenz, wie er in den Städten geführt wird, bestehen lassen».

Die ganze Beweisführung AMMONs gründet sich hier auf die Voraussetzung eines Zusammenhanges zwischen psychischen und physischen Eigenschaften. Er nimmt an, dass Auslese nach germanischen Geistesanlagen erfolge und dass dadurch auch die germanischen physischen Eigenschaften ausgelesen werden. AMMON hat für Baden festgestellt, dass keine Korrelation zwischen Körperlänge einerseits, Augen-, Haar- resp. Hautfarbe andererseits besteht und nur eine überaus geringe zwischen Kephalindex einerseits, Augen-, Haar- resp. Hautfarbe andererseits. Dies spricht stark dafür, dass keine nennenswert rassenbedingte Korrelation zwischen den genannten anthropologischen Merkmalen vorhanden ist (s. WAHLUND, 1928). Dann hat man aber auch a priori keinen Grund zu der Annahme, dass eine rassenbedingte Korrelation zwischen psychischen Eigenschaften einerseits, Augen-, Haar- und Hautfarbe resp. Kephalindex andererseits bestehe. Solange man ferner keinen überzeugenden Grund dafür vorbringen kann, dass andere, rein genetische Ursachen (gemeinsame Gene, Koppelung) positive Korrelation zwischen den psychischen und physischen Eigenschaften der nordischen Rasse bedingen, ist man nicht berechtigt, aus einer eventuell

konstatierten Überrepräsentation der zur nordischen Rasse gehörenden physischen Eigenschaften in einer sozial aufsteigenden Gruppe (hier der Städter) den Schluss zu ziehen, dass auch die zur nordischen Rasse gehörenden psychischen Eigenschaften in der betreffenden Gruppe entsprechend überrepräsentiert sind.

Dass die nordische Rasse den übrigen Rassen in der einen oder anderen Hinsicht psychisch überlegen ist, wollen wir hier in keiner Weise behaupten oder bestreiten, sondern nur hervorheben, dass dieser Satz durch die AMMONschen Untersuchungen durchaus nicht bewiesen ist. Wir haben es für angezeigt gehalten, AMMONs Ergebnisse ausführlich zu besprechen, da sie in der Literatur häufig als Beweis für die Überlegenheit der nordischen Rasse herangezogen werden.

AMMONs Untersuchungen an Gymnasiasten (1893) und an der Stadtbevölkerung ganz Badens (1899) bestätigen für die dortige Bevölkerung mindestens bezüglich des Kephalindex die rein *zahlenmässigen* Verhältnisse, über die wir oben berichtet haben [vergl. auch AMMON (1900)].

LAPOUGE (1896 und 1899) vertritt ähnliche Ansichten wie AMMON.

RÖSE (1905) prüft AMMONs Behauptung über die Zunahme der Langköpfigkeit in den Städten an einem grossen Material (Wehrpflichtige und Schüler) aus Dresden, Gotha, Coburg und Nordhausen nach und findet gleichfalls, dass die eigentlichen Städter etwas langköpfiger sind als die Landgeborenen (die Eingewanderten). Er stellt indes bei Untersuchung der Länge und Breite des Kopfes fest, dass die Vollstädter die kleinsten, die Landgeborenen die grössten Köpfe haben und dass die Halbstädter zwischen beiden in der Mitte stehen. Er sagt mit Recht, dass diese Tatsache schlecht zu AMMONs Langkopf-Auslese-Theorie passt. Wenn RÖSE indes erklärt, »dass die Abnahme der Kopfgrösse bei Vollstädtern nichts weniger bedeutet als einen völligen Niederbruch jener eitlen Selbsttäuschungstheorie von der ewig fortschreitenden Entwicklung des menschlichen Gehirns und der menschlichen Kultur«, so dürfte man zu dem Urteil berechtigt sein, dass er seinen Zahlen aus Sachsen zu generelle Bedeutung beimisst. Er streift die Möglichkeit, dass »verschiedenartige Zuwanderung eine Rolle spielen könnte«. Um diese Frage zu untersuchen, stellt er die Individuen, deren beide Eltern aus dem Königreich Sachsen stammen in einer Gruppe für sich zusammen. Dies genügt indes nicht. Es dürfte eine detaillierte geographische Einteilung notwendig sein, um entscheiden zu können, ob Verschiedenheiten der Zusammensetzung in bezug auf die geographische Herstammung zwischen den Städtern und den Eingewanderten mit-

spielen. Ebensowenig untersucht RÖSE, inwieweit Milieuverschiedenheiten die Resultate beeinflusst haben können.

Untersuchungen derselben Art wie die von AMMON und RÖSE sind in einer grösseren Anzahl Arbeiten mit verschiedenen Ergebnissen angestellt worden. Wir nennen hier einige skandinavische Forscher. WESTERGAARD (1907—11) hat gezeigt, dass die in Kopenhagen Geborenen und dort Untersuchten geringere Körperlänge haben als die Eingewanderten, d. h. die in der Stadt Untersuchten, aber ausserhalb der Stadt Geborenen. BACKMAN (1924 a und b) hat nachgewiesen, dass die Stadtbevölkerung Lettlands kleiner (brünetter und variabler) ist als die entsprechende Landbevölkerung. BRYN (1925) hat die Bevölkerung von Oslo untersucht und fand, dass diese kurzköpfiger als die Bevölkerung der benachbarten Provinzen (»Fylken») sowie kleiner ist als in allen übrigen Teilen Norwegens. Auch sind die nach Oslo Eingewanderten langköpfiger und grösser als die Städter, was nicht mit AMMONs und RÖSEs Resultaten übereinstimmt. BRYNs Daten sind deshalb wertvoll, weil die Einwanderermasse nach dem Geburtsort eingeteilt wird. Hierdurch erhält man die Möglichkeit, die Eingewanderten mit der Bevölkerung zu vergleichen, aus der sie hervorgegangen sind. Die Materialeinteilung (in »Fylken») ist indes ziemlich grob und muss es wegen des relativ geringen Materials auch sein. Deshalb erscheinen deutlichere Differenzen als die, welche sich aus BRYNs Material ergeben, erforderlich, um seine Schlussfolgerung zu beweisen: dass bei der Einwanderung nach Oslo eine Auslese in dolichokephaler Richtung stattfinde. BRYN stellt auch fest, dass die Einwanderer eine grössere Körperlänge haben, als die Bevölkerung der Provinzen, aus denen sie stammen. Er hält indes hier die äusseren Lebensbedingungen für entscheidend. Nach »Racial characters» sind die in Stockholm Geborenen und dort Wohnenden langköpfiger und grösser als ausserhalb der Stadt geborene Stockholmer.

Aus dem Gesagten dürfte hervorgehen, dass es grosse Schwierigkeiten macht, aus den einander widersprechenden Ergebnissen, zu denen das Studium der anthropologischen Verhältnisse bei der Rekrutierung der grosstädtischen Bevölkerungen geführt hat, sichere Schlüsse in bezug auf den Ausleseprozess zwischen oberen und unteren Gesellschaftsschichten zu ziehen, d. h. in bezug auf das, was wir im folgenden die soziale Auslese nennen werden. Wegen der Beweglichkeit der Grossstadtbevölkerung ist es sehr schwer, bei Analyse des Materials festzustellen, ob die gefundenen Resultate ganz oder teilweise auf Verschiedenheiten hinsichtlich der geographischen Herstammung oder auf un-

gleichen Milieuverhältnissen der untersuchten Gruppen beruhen. In Ermanglung der Möglichkeit, mit einiger Sicherheit zu entscheiden, inwieweit diese Momente die Ergebnisse der Arbeiten beeinflussen, in denen Schlüsse betreffend die soziale Auslese gezogen werden, müssen wir uns auf den Hinweis beschränken, dass solche Schlüsse wenig Beweiskraft haben, solange die genannte Frage nicht geklärt ist.

Wenn man von sozialer Auslese spricht, also von Auslese bei der Zirkulation zwischen verschiedenen sozialen Gruppen, dürfte es begrifflich zweckmässig sein, zwischen sozialer Auslese bei Zirkulation in vertikaler Richtung und sozialer Auslese bei Zirkulation in horizontaler Richtung zu unterscheiden. In dieser Arbeit und im allgemeinen in der Literatur wird die soziale Auslese in der ersten Bedeutung behandelt: Auslese bei Zirkulation zwischen unteren und oberen Gesellschaftsschichten (Standeszirkulation). Die andere Art sozialer Auslese, die bei Zirkulation in horizontaler Richtung, ist die Berufsauslese. Die Auslese bei der Einwanderung in die Städte ist vielleicht in höherem Grade eine Auslese bei der sozialen Zirkulation in horizontaler Richtung (Übergang von der Landwirtschaft zu städtischen Berufen) als eine solche in vertikaler Richtung. Die eventuelle Einwirkung der sozialen Auslese bei der Zirkulation in vertikaler Richtung muss stärker hervortreten, wenn man die oberen Gesellschaftsschichten mit den unteren vergleicht. Zahlreiche Autoren haben auch versucht, auf diesem Wege einen Masstab für die Bedeutung der sozialen Selektion zu erhalten. Da die Literatur auf diesem Gebiet sehr gross ist, können wir hier nur einige wenige Arbeiten berühren, um kurz über den Gegenstand zu orientieren.

Schon ROBERTS und BEDDOE haben an Material aus England gezeigt, dass die Körperlänge zwischen verschiedenen Berufen variierte. Am grössten war sie in der Gruppe »Freie Berufe«. Im Jahre 1869 fand man, allerdings an einem sehr geringen Material, dass in Rodez (Frankreich) die Gebildeten (»lettrés«) längere und breitere Köpfe hatten und einen kleineren Kephalindex besassen als die Ungebildeten (»illettrés). (Nach LAPOUGE, 1896).

AMMON (1893) untersuchte 30 Mitglieder des Karlsruher Naturwissenschaftlichen Vereins und 185 Schüler der drei obersten badischen Gymnasialklassen, verglich sie mit dem »ländlichen Durchschnitt« seiner untersuchten Wehrpflichtigen und konstatierte, dass die Gebildeten in hervorragendem Grade langköpfig waren und Köpfe von grossen Massen besassen. Sein Material war indes allzu gering, um die Resultate sicherstellen zu können.

LAPOUGE (1899) untersuchte 400 Rekruten von Rennes und fand, dass der Mittelwert des Kephalindex bei 100 Studenten, Seminaristen und Lehrern 82,6 betrug und kleiner war als bei 100 untersuchten Beamten u. dgl.: 83,5; bei 100 Handwerkern und Arbeitern: 84,0; sowie bei 100 Landwirten: 84,3. Die Studenten hatten grössere Körperlänge als die Beamten, die ihrerseits grösser waren als Handwerker und Landwirte.

PFITZNER (1902) untersuchte 2,460 männliche und 1,690 weibliche Spitalleichen aus Strassburg anthropologisch und teilte das Material nach der Begräbnisklasse ein: Begräbnis auf öffentliche Kosten, einfaches Begräbnis auf Kosten der Angehörigen und feierlicheres Begräbnis auf Kosten der Angehörigen. Er untersuchte Körperlänge, Umfang, Breite und Höhe des Kopfes, Breite und Höhe des Gesichtes und vier Kopfindices. In bezug auf die Indices zeigten sich keine bemerkenswerten Differenzen. Für die absoluten Masse kommt PFITZNER zu dem allgemeinen Ergebnis: »soweit sich eine höhere Intelligenz in dem Erringen einer materiell günstigeren Existenz kundgibt, entspricht ihr am Körper eine durchschnittliche Erhöhung der einzelnen Masse im allgemeinen, im besonderen aber der transversalen Kopfmasse. Die höhere Intelligenz schlechthin dokumentiert sich in der durchschnittlich höheren Statur und in einer über diese Zunahme der Statur hinausgehende Grössenzunahme des Hirnteils des Kopfes».

RÖSE (1905) untersuchte Offiziere, Unteroffiziere und Mannschaften von 3 deutschen, 1 dänischen und 4 schwedischen Regimentern und fand, dass die Offiziere und Unteroffiziere grössere Köpfe hatten als die Soldaten. Bei einem deutschen und zwei schwedischen Regimentern stellte er die Bauernsöhne und die Landarbeiter in zwei getrennten Gruppen zusammen, wobei sich zeigte, dass die Bauernsöhne grössere Köpfe, bedeutendere Körpergrösse, höheres Gewicht und weiteren Brustumfang hatten als die Landarbeiter. In allen Regimentern hatten die Kopfarbeiter die grössten Köpfe. An Material aus Dresden, Schwarzburg-Sondershausen und Gotha zeigte RÖSE ferner, dass 17—20-jährige Gymnasiasten und Realgymnasiasten grössere Köpfe hatten als 20-jährige Heerespflichtige derselben Gegend. Weiter stellte er fest, dass die Erlanger-Professoren bedeutend grössere Köpfe besassen als die Offiziere, Unteroffiziere und Mannschaften in Nürnberg. Er zeigte, dass die Professoren und Assistenten der Technischen Hochschule in Dresden grössere Köpfe hatten als die Abiturienten der dortigen neunklassigen höheren Schulen, die ihrerseits grossköpfiger waren als die Wehrpflichtigen der Stadt Dresden. Er untersuchte die Beamten der

Dresdner Strassenbahngesellschaft und fand, dass die Köpfe um so grösser und länger waren, je höher und besser besoldet die Stellung war; entsprechend nahm auch die Körperlänge zu. Weiter untersuchte er die Kinder der Bürgerschulen und der Bezirksschulen in Dresden und stellte fest, dass die Kinder der ersteren (die im allgemeinen aus wohlhabenderen Kreisen stammten) grössere Köpfe hatten als die gleichaltrigen Kinder der letzteren; dieselben Verhältnisse konstatierte er in Nordhausen.

In bezug auf die Kopfform erhält RÖSE keine so eindeutigen Resultate wie hinsichtlich der Kopfgrösse. Er fasst seine Ergebnisse in folgenden drei Sätzen zusammen:

1. Geistig hervorragende Menschen zeichnen sich im allgemeinen auch durch eine höhere Körperlänge aus, die das Durchschnittsmass der gesamten Bevölkerung übersteigt; sie haben ausserdem eine etwas längere Kopfform und eine bedeutendere Kopfgrösse als die gleich grosse Durchschnittsbevölkerung.

2. Der nordische Rassenbestandteil des deutschen Volkes ist der Hauptträger seiner geistigen Kraft.

3. Die oberen Bevölkerungsschichten haben mehr nordisches Blut in ihren Adern als der Durchschnitt der gesamten deutschen Bevölkerung.

ROTH-LUTRA (1927) vergleicht Geistesarbeiter und Handarbeiter aus der Pfalz und findet, dass die ersteren länger sind. Er kann jedoch keinen Unterschied im Kephalindex, morphologischen Gesichtsindex, der Nasenprofilform sowie der Augen- und Kopfhaarfarbe feststellen. Er findet, dass die Geistesarbeiter einen etwas grösseren Breitentiefenindex der Nase haben und häufiger wellighaarig sind als die Handarbeiter. Aus seinen Ergebnissen zieht er den Schluss, dass von einer Verknüpfung der nordischen Rasse mit dem sozialen Aufstieg keine Rede sein kann. Er will doch nicht sein Ergebnis verallgemeinern.

Dass die Körperlänge und die Kopfgrösse in den oberen Bevölkerungsschichten grösser sind als in den unteren, dürfte nicht nur durch die hier besprochenen Untersuchungen, sondern auch durch zahlreiche andere als festgestellt anzusehen sein. Wir nennen besonders NICEFORO (1910). Die Variationen des Kephalindex zwischen verschiedenen Gesellschaftsschichten zeigen ein weniger deutliches Bild. Indes dürften vielleicht die meisten Untersuchungen zu dem Ergebnis geführt haben, dass die oberen Bevölkerungsschichten langköpfiger sind als die unteren.

Wie bei den Grosstadtbevölkerungen und ihrer Rekrutierung wollen

wir auch hier hervorheben, dass man nicht die Möglichkeit übersehen darf, dass die grössere Körperlänge, die im allgemeinen grösseren Masse und die eventuelle grössere Langköpfigkeit der oberen Bevölkerungsschichten im Vergleich mit den unteren auf geographischer Auslese beruhen können, d. h. darauf, dass sich die ersteren im Laufe der Zeit stärker als die letzteren aus Gegenden mit grosser, langköpfiger Bevölkerung rekrutieren. Man hat die Möglichkeit erwogen, dass ein kräftigerer nordischer Einschlag in der Oberschicht darauf zurückzuführen sein kann, dass noch Reste einer früheren Herrenklasse von überwiegend nordischer Rasse vorhanden sind. Vor allem können jedoch die grösseren Masse und die eventuelle grössere Langköpfigkeit der höheren Schichten auf deren besseren Milieuverhältnissen beruhen[1].

Bevor man eine anthropologische Verschiedenheit zwischen oberen und unteren Bevölkerungsschichten mit sozialer Auslese erklärt, muss man zunächst feststellen, welche Rolle die geographische Selektion und die Verschiedenheiten der Umwelt spielen.

Übrigens gehen die meisten Autoren, die sich mit einschlägigen Problemen beschäftigt haben, davon aus, dass der soziale Aufstieg einer Gruppe in erster Linie auf rassenbedingter geistiger Überlegenheit der betreffenden Gruppe beruht. Wenn man nun behaupten will, dass hierbei eine Auslese nach äusseren anthropologischen Eigenschaften stattfindet, so muss man, wie wir oben gezeigt haben, voraussetzen, dass ein rassenbedingter Zusammenhang zwischen diesen und den geistigen Eigenschaften besteht. Nach den Erfahrungen, die wir bezüglich der Korrelationsverhältnisse zwischen anthropologischen Eigenschaften besitzen, müssen wir mindestens a priori davon ausgehen, dass ein rassenbedingter Zusammenhang zwischen Intellekt und äusseren anthropologischen Merkmalen im allgemeinen in unseren Kulturländern nicht vorhanden ist, wo die Mischung der verschiedenen Erblichkeitsbestandteile

[1] Wenn man mit nicht erwachsenem Untersuchungsmaterial arbeitet, muss man bedenken, dass die Milieuverhältnisse das Wachstum beeinflussen können. Untersuchte aus höheren Bevölkerungsschichten können sich durchschnittlich in einem späteren Wachstumsstadium befinden als solche aus den unteren und infolgedessen bei gleichem Alter grössere Masse aufweisen [s. z. B. WEISSENBERG (1911)]. Deshalb soll man bei den Untersuchungen am besten mit erwachsenem Material arbeiten. In Ländern mit niedriger Lebenshaltung muss man, unter der Voraussetzung, dass schlechteres Milieu das Wachstum verzögert, höheres Untersuchungsalter fordern, damit das Material als erwachsen betrachtet werden könne; dasselbe gilt für ältere Zeiten, als die Lebenshaltung niedriger war als jetzt. Hierauf ist besonders deshalb aufmerksam zu machen, weil anthropologische Untersuchungen häufig an Rekruten vorgenommen werden, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist.

seit langem intensiv war und daher der Mendelprozess im allgemeinen praktisch genommen zu Homogenität geführt hat (vgl. WAHLUND, 1928).

Darauf, dass geographische Auslese anthropologische Verschiedenheiten zwischen oberen und unteren Gesellschaftsschichten bedingen kann, hat LIVI (1898) aufmerksam gemacht. Dieser verglich Studenten mit der landwirtschaftlichen Bevölkerung in 69 italienischen Bezirken und fand bei einem sehr grossen Material, dass die ersteren durchwegs erheblich grösser waren als die letztere. Die Erklärung hierfür sieht er in Milieuverschiedenheiten. Indes konstatiert er, dass in den Bezirken, wo die Körperlänge gross ist (Norditalien), der Unterschied zwischen Studenten und landwirtschaftlicher Bevölkerung erheblich geringer ist als in den Bezirken mit kleiner Körperlänge (Süditalien und Inseln). Er erklärt dies damit, dass die Studenten einer Population angehören, die beweglicher ist als die landwirtschaftliche Bevölkerung. Die Studenten in Norditalien mit seiner längeren Bevölkerung stammen in höherem Masse als die dortige landwirtschaftliche Bevölkerung aus Süditalien mit seiner untersetzteren Bevölkerung; die Studenten in dem »untersetzteren» Süditalien stammen zu einem grösseren Teil als die dortige landwirtschaftliche Bevölkerung aus dem »langwüchsigeren» Norditalien. Wenn die oberen Gesellschaftsschichten, aus denen die Studenten hervorgehen, weniger mobil wären, so würde der Unterschied in der Körperlänge zwischen den Studenten und der landwirtschaftlichen Bevölkerung in den langwüchsigen Provinzen grösser und in den kurzwüchsigen Provinzen kleiner sein.

LIVI weist ferner nach, dass die Studenten in langköpfigen Bezirken (Norditalien) kurzköpfiger, in kurzköpfigen Bezirken (Süditalien und Inseln) langköpfiger sind als die landwirtschaftliche Bevölkerung. Die Erklärung ist dieselbe wie bei der Körperlänge. Er konstatiert, dass seine Ergebnisse die von AMMON und LAPOUGE nicht bestätigen, nach denen die Langköpfe vorzugsweise den Städten zuströmen.

Aber ebensowenig wie AMMON und LAPOUGE beweisen konnten, dass soziale Auslese stattfindet, ebensowenig beweisen LIVIS Zahlen, dass keine soziale Auslese erfolgt. Es ist möglich, dass in Italien eine Tendenz zu sozialer Auslese besteht, die aber nicht stark genug ist, um deutlich in den Tabellen zum Ausdruck zu kommen, eine Tendenz die durch die geographische Selektion verdeckt wird.

## DAS MATERIAL UND SEINE BEARBEITUNG.

Der Zweck der vorliegenden Untersuchung war unter anderem, eine Vorstellung davon zu gewinnen, in welchem Masse die anthro-

pologischen Unterschiede zwischen verschiedenen sozialen Schichten in Schweden durch soziale und geographische Auslese sowie durch Umweltverhältnisse bedingt sind. Wenn man für schwedische Verhältnisse ermitteln will, ob soziale Selektion in bezug auf anthropologische Eigenschaften stattfindet, so liegt es nahe, Studenten als Untersuchungsobjekte zu wählen. Diese werden bei uns in grösserem Umfang als in den meisten anderen Ländern künftig die höheren Stellen im Staats- und Wirtschaftsleben einnehmen. Diejenigen, die kein Abiturientenexamen gemacht haben, werden in allgemeinen die unteren Gesellschaftsschichten bilden. Gäbe es eine soziale Auslese, so müssten die Studenten bei gleichartigen Abstammungs- und Umweltverhältnissen ein anderes anthropologisches Bild bieten als Nichtstudenten.

Ich habe deshalb aus dem anthropologischen Material des Rassenbiologischen Instituts, das 47,387 untersuchte Wehrpflichtige im Alter von 20—22 Jahren umfasst, alle Studenten, im ganzen 677 Individuen, ausgesondert. Hinsichtlich der Prinzipien für die Materialsammlung verweisen wir auf »Racial characters». Alle anthropologischen Masse sind nach den Vorschriften MARTINs (1914) genommen.

Wie ich wiederholt betont habe, müssen wir indes bedenken, dass man nicht ohne weiteres eine soziale Gruppe wie die Studenten mit Nichtstudenten vergleichen und die hervortretenden Unterschiede als soziale Auslese erklären kann. Einerseits können Studenten eine andere geographische Auswahl darstellen als Nichtstudenten. Andererseits dürften die Studenten gewöhnlich teilweise anderen Milieueinflüssen ausgesetzt gewesen sein als Nichtstudenten. Dass die Studenten im allgemeinen aus den höheren Gesellschaftsschichten stammen, ist ja bekannt (s. Tab. 1).

Um mittelst unseres Studentenmaterials die eventuelle Wirkung sozialer Auslese hinsichtlich der anthropologischen Merkmale zu beleuchten, ist es nötig, andere einwirkende Faktoren nach Möglichkeit auszuschalten. Ich habe deshalb versucht, ein Vergleichsmaterial zu beschaffen, das nach seiner geographischen Herkunft und sozialen Zusammensetzung möglichst mit der Studentenpopulation übereinstimmt. Deshalb habe ich aus den 46,710 untersuchten Nichtstudenten im Material des Rassenbiologischen Instituts für jeden einzelnen der 677 Studenten eine Vergleichsperson ausgewählt, die in bezug auf Abstammung und soziale Verhältnisse möglichst gleichwertig war. Hierbei wurden folgende Grundsätze befolgt. [In der Bevölkerungsstatistik ist eine ähnliche Methode schon früher von EDIN (1928) angewendet worden].

Die erste und notwendige Anforderung an eine Vergleichsperson für einen bestimmten Studenten war, dass ihr Vater denselben Beruf hatte wie der Vater des Studenten. Wo vollständige Übereinstimmung zwischen den Berufsbezeichnungen nicht möglich war, wurde an dieser Regel nicht mit voller Strenge festgehalten. In einigen Fällen wurde eine abweichende Berufsbezeichnung akzeptiert, die eine gleichartige Berufstätigkeit der Väter des Studenten und der Vergleichsperson ausdrückte. In den allermeisten Fällen hatte man indes die Wahl zwischen einer ganzen Reihe von Vergleichspersonen, deren Väter denselben Beruf haben wie der Vater des Studenten. In erster Linie wurden dann die gewählt, die in derselben Provinz (Län) geboren waren wie der Student. In einigen wenigen Fällen wurde ein in einer anderen Provinz geborener Nichtstudent als Vergleichsperson akzeptiert. Die Anzahl der Studenten, für die nach den angegebenen Grundsätzen Vergleichspersonen beschafft werden konnten, betrug 618. Die übrigen 59 Studenten erhielten keine Vergleichspersonen. Meist hatte man auch nach dieser Auswahl noch immer zwischen mehreren Vergleichspersonen zu wählen. In diesen Fällen wurde dann in folgender Reihenfolge berücksichtigt, ob die in Aussicht genommene Vergleichsperson in der Stadt oder auf dem Lande geboren war, der Beruf ihres Grossvaters mütterlicherseits, die Geburtsprovinz der Eltern; für die Landbevölkerung, ob die Vergleichsperson in einem landtwirtschaftlichen, gemischten oder industriellen Distrikt geboren war. (Diese Distriktseinteilung wird in »Racial characters» angewendet. Die Distrikte sind aus Gemeinden, den kleinsten Verwaltungseinheiten Schwedens, zusammengesetzt. Zu landwirtschaftlichen, gemischten resp. industriellen Distrikten wurden Landgemeinden gerechnet, in denen nach der Volkszählung von 1910 über 60 %, 30—60 % resp. unter 30 % der Bevölkerung ihr Einkommen aus Landwirtschaft und deren Nebengewerben bezogen, vgl. »Racial characters»). Die Auswahl erfolgte hierbei natürlich nach dem Prinzip, dass die Vergleichsperson derselben Gruppe angehören sollte wie der Student. In einigen wenigen Fällen konnte man auch nach dieser Auswahl noch unter mehreren Vergleichspersonen wählen. Dann wurde der genommen, der in bezug auf die Zahl seiner Vollgeschwister dem Studenten am nächsten kam.

Wir haben also nach den oben genannten Prinzipien für jeden der 618 Studenten unter den 46,710 Nichtstudenten die in bezug auf Herstammung und soziale Verhältnisse geeignetste Vergleichsperson ausgewählt.

In bezug auf die geographische Herkunft herrscht bei dem

geschilderten Auswahlprinzip sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen den Studenten und ihren Vergleichspersonen. Bei dem Vergleich zwischen den Studenten und ihren Vergleichspersonen dürfte man also unbedenklich davon ausgehen können, dass keine geographisch-anthropologisch bedingten Verschiedenheiten auftreten. Würde man die Studenten dagegen ohne weiteres mit Nichtstudenten vergleichen, so hätte man nicht dieselbe Sicherheit, dass die Resultate nicht durch ungleichartige geographische Repräsentation verschoben werden können. Allerdings ist die Verteilung der Studenten und Nichtstudenten auf die verschiedenen Landesteile nicht wesentlich verschieden. Doch scheinen die Studenten in etwas grösserem Umfang aus den südlicheren Teilen des Landes zu stammen als die Nichtstudenten. Aus Raumgründen nenne ich hier die Zahlen nicht. Grössere Verschiedenheiten treten indes hervor, wenn man bei unserem Material die Herkunft der Studenten und Nichtstudenten vom flachen Lande und aus den Stadtgemeinden (inkl. Marktflecken, »köpingar», vergl. »Racial characters») vergleicht. Von den Studenten waren 53,6 % in Städten geboren, von den Nichtstudenten 23,4 %. Von den Studenten waren ferner 9,3 % in industriellen, 18,4 % in gemischten und 18,8 % in landwirtschaftlichen Distrikten geboren (vgl. oben S. 83). Die entsprechenden Zahlen für Nichtstudenten waren 8,9 %, 24,6 % resp. 43,1 %. Die Studenten stammen also im Vergleich zu den Nichtstudenten in wesentlich grösserem Umfang aus Städten, in erheblich geringerem Masse vom reinen Lande.

Ehe wir zu der Frage übergehen, ob und in welchem Grade unser Studentenmaterial, verglichen mit sämtlichen Nichtstudenten sowie mit den Vergleichspersonen, eine Auslese vom Milieustandpunkt aus darstellt, wollen wir die Verteilung der Studentenpopulation auf vertikale und horizontale soziale Klassen studieren und verweisen auf Tab. 1.

Die Einteilung in soziale Klassen ist dieselbe wie in »Racial characters». Ich verweise auf diese Arbeit. Die vertikale Einteilung erfolgte in drei Berufsgruppen, die sich so eng wie möglich an die der schwedischen Volkszählung von 1910 zugrunde liegende Berufseinteilung anschliessen: 1) Landwirtschaft, Forstwirtschaft und Fischerei; 2) Industrie, Handel und Verkehr; 3) Öffentlicher Dienst und freie Berufe. Jede dieser drei Gruppen wurde nach der sozialen Stellung innerhalb des Berufs in drei horizontale Gruppen eingeteilt: 1) Oberschicht; 2) Mittelschicht; 3) Unterschicht. Wir erhalten also neun soziale Gruppen, zu denen noch eine Gruppe kommt, wo der Beruf des Vaters unbekannt ist (teilweise uneheliche Kinder). Die vertikale

**TABELLE 1.** *Verteilung der Studenten auf vertikale und horizontale soziale Klassen.*

| Berufsgruppe | Gesellschaftsschicht | Anzahl Studenten | Anzahl Nicht-Studenten | Sämtliche | Studenten in ‰ der Gesamtzahl | Verteilung (%) der Studenten auf soziale Schichten: innerhalb der Berufsgruppen | Verteilung (%) der Studenten auf soziale Schichten: innerhalb des Gesamtmateriales | Verteilung (%) der Nicht-Studenten auf soziale Schichten: innerhalb der Berufsgruppen | Verteilung (%) der Nicht-Studenten auf soziale Schichten: innerhalb des Gesamtmateriales |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sämtliche Untersuchte | Höhere Schicht... | 369 | 6663 | 7032 | 52,47 | 54,50 | 54,50 | 14,26 | 14,26 |
| | Mittlere Schicht . | 277 | 15586 | 15863 | 17,46 | 40,92 | 40,92 | 33,37 | 33,37 |
| | Untere Schicht... | 31 | 23605 | 23636 | 1,31 | 4,58 | 4,58 | 50,54 | 50,54 |
| | Kein Beruf angegeben | | 856 | 856 | - | — | | 1,83 | 1,83 |
| | Summe | 677 | 46710 | 47387 | 14,29 | 100,00 | 100,00 | 100,00 | 100,00 |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Land- u. Forstwirtschaft und Fischerei« angehören | Höhere Schicht... | 63 | 5355 | 5418 | 11,63 | 77,78 | 9,30 | 23,61 | 11,45 |
| | Mittlere Schicht... | 18 | 8677 | 8695 | 2,07 | 22,22 | 2,66 | 38,25 | 18,59 |
| | Untere Schicht. | | 8650 | 8650 | | | — | 38,14 | 18,52 |
| | Summe | 81 | 22682 | 22763 | 3,56 | 100,00 | 11,96 | 100,00 | 48,56 |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Industrie, Handel und Verkehr« angehören | Höhere Schicht.. | 181 | 1083 | 1264 | 143,20 | 45,36 | 26,74 | 4,97 | 2,32 |
| | Mittlere Schicht... | 188 | 5962 | 6150 | 30,57 | 47,12 | 27,77 | 27,33 | 12,76 |
| | Untere Schicht... | 30 | 14763 | 14793 | 2,03 | 7,52 | 4,43 | 67,70 | 31,61 |
| | Summe | 399 | 21808 | 22207 | 17,97 | 100,00 | 58,94 | 100,00 | 46,69 |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Öffentlicher Dienst und freie Berufe« angehören | Höhere Schicht... | 125 | 225 | 350 | 357,14 | 63,45 | 18,46 | 16,50 | 0,48 |
| | Mittlere Schicht... | 71 | 947 | 1018 | 69,74 | 36,04 | 10,49 | 69,43 | 2,03 |
| | Untere Schicht... | 1 | 192 | 193 | 5,18 | 0,51 | 0,15 | 14,07 | 0,41 |
| | Summe | 197 | 1364 | 1561 | 126,20 | 100,00 | 29,10 | 100,00 | 2,92 |

Berufseinteilung lässt sich im allgemeinen leicht direkt nach den Berufsangaben vornehmen. Doch wurde bei der Materialsammlung darauf gesehen, dass dieselbe stets die beabsichtigte vertikale soziale Einteilung ermöglichte. So wurde z. B. die Berufsbezeichnung »Arbeiter» nicht akzeptiert. Eine Berufseinteilung in horizontale Sozialgruppen war dagegen schwieriger. Oft bezeichnet eine Berufsangabe nach allgemeinem Sprachgebrauch so umfangreiche soziale Gruppen, dass sie für eine horizontale soziale Einteilung unbrauchbar ist. Es waren deshalb Ergänzungsfragen erforderlich, um die soziale Stellung innerhalb des Berufes näher zu ermitteln. Die Untersuchten, deren Väter der landwirtschaftlichen Bevölkerung angehörten, wurden darum gefragt, ob der Vater ein selbständiger Landwirt sei und eigenes Land baue (Vollbauer), ob er fremdes Land baue (Pächter, Kötner), ob er für andere arbeite (Landwirtschaftsarbeiter). Ferner wurde gefragt, ob der Vater Gross- oder Kleingrundbesitzer sei, wobei als Grenze ein Landbesitz von 25 »Tunnland» (à 49,37 Ar) angenommen wurde. Die, deren Väter ihr Einkommen aus Industrie oder Handwerk bezogen, mussten, falls die Berufsangabe es nicht deutlich besagte, angeben, ob der Vater selbständig oder angestellt sei. Für die selbständigen Gewerbetreibenden wurden, um einen Anhaltspunkt hinsichtlich der Grösse des Betriebes zu gewinnen, Auskünfte eingezogen, ob sie mehr oder weniger als 3 Angestellte hatten. Trotz dieser Ergänzungsfragen müssen indes unsere Berufsangaben als ein nicht ganz sicherer Masstab für die soziale Stellung in den Gruppen »Landwirtschaft, Forstwirtschaft und Fischerei» sowie »Industrie, Handel und Verkehr» gelten.

Vergleichen wir nun die Abstammung der Studenten und Nichtstudenten aus den vertikalen sozialen Gruppen, so ersehen wir aus Tab. 1, dass die Studenten zu einem wesentlich grösseren Teil als die Nichtstudenten aus der Gruppe »Öffentlicher Dienst und freie Berufe», zu einem bedeutend geringeren aus der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft und Fischerei» stammen. Dies steht damit in Übereinstimmung, dass, wie wir früher (S. 84) sahen, die Studenten in grösserem Umfang als die Nichtstudenten aus Städten, seltener vom reinen Lande herstammen.

Noch deutlicher zeigt die Tabelle, dass sich die Studenten zu einem wesentlich grösseren Teil als die Nichtstudenten aus den oberen Gesellschaftsschichten rekrutieren. Aus der Tabelle könnte man schliessen, dass die Studenten ihrem sozialanthropologischen Typus nach zwischen dem liegen müssen, was in »Racial characters» als »Oberschicht» und als »Mittelschicht» bezeichnet wird, und zwar der Oberschicht näher.

Man muss indes bedenken, dass diese Einteilung in drei horizontale Sozialschichten ziemlich grob sein muss. Die Studenten innerhalb jeder der horizontalen sozialen Schichten stammen sicher durchschnittlich in grösserem Umfang als die Nichtstudenten derselben Schicht aus deren sozial höherstehenden Berufen. Ferner ist der Beruf ein bis zu gewissem Grade unsicherer Masstab der Milieuverhältnisse, deren Wirkung wir durch die soziale Einteilung beleuchten wollen. Es fragt sich, ob nicht die Einteilung in Studenten und Nichtstudenten ein exakterer sozialer Einteilungsgrund ist als die Berufseinteilung selbst. Man hat Anlass zu der Vermutung, dass sich die Milieuverhältnisse auch in einem genau bestimmten Beruf bei einem Studenten mehr denen der Oberschicht nähern als bei einem Nichtstudenten. Ferner ist die Berufsbezeichnung selbst, wie schon bemerkt, ein etwas willkürlicher Einteilungsgrund bei Teilung in horizontale soziale Schichten.

Wenn man also wie in »Racial characters« durch Vergleich zwischen den benutzten Gruppen »Oberschicht, Mittelschicht, Unterschicht» festgestellt hat, dass die oberen Gesellschaftsschichten anthropologisch von den unteren abweichen, so müssen wir ceteris paribus erwarten, dass die Studenten den anthropologischen Typus der Oberschicht oder vielleicht einen noch extremeren aufweisen werden.

Es ist auch zu betonen, dass die Studentenpopulation nicht nur infolge ihrer sozialen Morphologie und der dadurch bedingten speziellen Milieuverhältnisse, sondern auch durch Milieueinflüsse, denen diese Individuen direkt in ihrer Eigenschaft als Studenten (tägliche Gymnastik während der Schulzeit, Befreiung von schwerer körperlicher Arbeit usw.) ausgesetzt sind, einen anderen anthropologischen Typus aufweisen kann als die Nichtstudenten.

Die Vergleichspersonen haben dieselbe Zusammensetzung in bezug auf den Beruf der Väter wie die Studenten, repräsentieren aber sicher im Gegensatz zu diesen durch ihre Eigenschaft als Nichtstudenten eine Auslese in der Richtung gegen die unteren Gesellschaftsschichten hin. Wir haben also ceteris paribus Anlass zu der Vermutung, dass die Vergleichspopulation ihrem anthropologischen Typus nach zwischen den Studenten und der übrigen Bevölkerung liegen wird.

Ich habe oben hervorgehoben, dass die Berufsbezeichnung ein etwas unsicherer Masstab der sozialen Stellung einer Person ist und dass dies besonders für die Gruppen »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» sowie »Industrie, Handel, Verkehr», in geringerem Grade für »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» gilt. Dass also die Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» eine Sonderstellung einnimmt, hat

eine gewisse Bedeutung für den im folgenden angestellten Vergleich zwischen den Studenten und ihren Vergleichspersonen. Wir wollen deshalb kurz auf diesen Punkt eingehen.

Die Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» umfasst praktisch genommen die Staatsangestellten. Bei diesen drückt der Beruf gewisse vom Staat festgesetzte Einkommensverhältnisse aus und spiegelt auch im übrigen sehr exakt die soziale Stellung einer Person wider. Wir hätten dies durch ein Berufsverzeichnis veranschaulichen können, wenn es nicht so schwer wäre, für die schwedischen Berufe vollentsprechende deutsche Ausdrücke zu geben. In der Gruppe »Industrie, Handel, Verkehr» sind die Verhältnisse nicht derart. Z. B. gibt bei den Geschäftsleuten, die ein Viertel der Gruppe ausmachen, die Berufsbezeichnung keinen grösseren Anhaltspunkt für die Beurteilung der Grösse des Geschäftsbetriebes, mit der die soziale Stellung in hohem Grade zusammenhängt. In der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» sind über die Hälfte aller Väter der Untersuchten Landwirte mit einem Besitz von mehr als 25 Tunnland (à 49,37 Ar); knapp ein Viertel sind Gutsbesitzer. Es ist klar, dass die Berufsbezeichnung hier die soziale Stellung nicht besonders exakt ausdrückt. Die Sonderstellung der Gruppe »Öffentlicher Dienst» bei Klassifizierung der Berufe nach sozialen Schichten ist auch von der Berufsstatistik bemerkt worden, vgl. ZAHN (1909).

## KORRELATIONSVERHÄLTNISSE.

Für 618 unserer 677 Studenten haben wir also Vergleichspersonen ausgewählt, die ihnen in bezug auf soziale und geographische Herkunft möglichst gleichwertig waren. Ehe wir die Studentenpopulation mit der Vergleichspersonenpopulation vergleichen, wollen wir untersuchen, ob eine Korrelation zwischen den anthropologischen Merkmalen eines Studenten und den entsprechenden seiner Vergleichsperson besteht. Man könnte erwarten, dass die soziale und geographische Gleichheit zwischen beiden eine positive Korrelation bedingen würde. Die Korrelationskoeffizienten zwischen Student und Vergleichsperson waren betreffend:

| | |
|---|---|
| Körperlänge | $+ 0{,}08 \pm 0{,}04$ |
| Kephalindex | $+ 0{,}05 \pm 0{,}04$ |
| Jochbogenbreite | $+ 0{,}03 \pm 0{,}04$ |
| Schulterbreite | $- 0{,}02 \pm 0{,}04$ |
| Kopflänge | $+ 0{,}05 \pm 0{,}04$ |
| Kopfbreite | $+ 0{,}05 \pm 0{,}04$ |

Die Korrelationstabellen, aus denen obige Koeffizienten berechnet wurden, sind allzu umfangreich, als dass sie hier veröffentlicht werden könnten.

Dass keine nachweisbare Korrelation hervortritt, ist indes erklärlich. Die Variation der anthropologischen Merkmale zwischen verschiedenen sozialen Schichten und verschiedenen geographischen Gebieten ist klein im Vergleich mit ihrer Variabilität bei verschiedenen Individuen. Deshalb muss die Wirkung sozialer und geographischer Herkunft auf die Korrelation zwischen den Merkmalen gering sein.

Ferner ist hervorzuheben, dass eine Population, die wie die studentische vorzugsweise aus den höheren Gesellschaftsschichten zusammengesetzt ist, in sozialer Beziehung relativ homogen sein muss. Der sozial bedingte Korrelationszusammenhang muss in einer solchen Population weniger stark sein. Dass dieser Umstand indes keine grössere Bedeutung haben kann, scheint mindestens für die Körpermasse aus folgenden Korrelationskoeffizienten für die Eigenschaftskombinationen hervorzugehen, deren Vergleichsziffern aus «Racial characters» entnommen werden können:

Es ergeben sich folgende Korrelationskoeffizienten ($r$)

| bei Korrelation zwischen | beim Studentenmaterial | beim Gesamtmaterial |
|---|---|---|
| Körper- und Kopflänge ........ | $r = +0{,}24 \pm 0{,}04$ | $r = +0{,}25 \pm 0{,}004$ |
| Körperlänge und Schulterbreite | $r = +0{,}50 \pm 0{,}03$ | $r = +0{,}47 \pm 0{,}004$ |
| Länge und Breite des Kopfes .. | $r = +0{,}19 \pm 0{,}04$ | $r = +0{,}27 \pm 0{,}004$ |

Unterschiede zwischen den Korrelationskoeffizienten des Studenten- und des Gesamtmaterials waren für die Körpermasse nicht nachweisbar.

Die hier angegebenen Ziffern bieten trotz der ziemlich grossen Mittelfehler doch eine Stütze für die Auffassung, dass die Korrelation zwischen Körpermassen, die in Schweden festzustellen ist, nur zu einem sehr geringen Teil sozial bedingt sein kann. Hierfür spricht auch der Umstand, dass die Korrelationskoeffizienten in verschiedenen Teilen unseres Landes eine bemerkenswerte Konstanz zeigen (vgl. «Racial characters»).

Der Korrelationskoeffizient für die Länge und Breite des Kopfes ist indes bei dem Studentenmaterial erheblich niedriger als beim Gesamtmaterial, doch ist der Unterschied statistisch nicht ganz sichergestellt. Er spricht aber jedenfalls dafür, dass bei unserem Studentenmaterial grössere Homogenität in bezug auf die Faktoren besteht, welche die Korrelation zwischen der Kopflänge und -breite bedingen, als in bezug auf die, welche für die Korrelation zwischen den Körpermassen von

Bedeutung sind. Dieses Ergebnis stimmt mit dem überein, was wir im folgenden finden werden.

Dass kein nachweisbarer individueller anthropologischer Zusammenhang zwischen den Studenten und ihren Vergleichspersonen besteht, beeinträchtigt natürlich die Brauchbarkeit der letzteren als Vergleichspopulation nicht.

## DIE ANTHROPOLOGISCHEN VERHÄLTNISSE DER STUDENTEN, VERGLICHEN MIT DENEN DER SCHWEDISCHEN GESAMTBEVÖLKERUNG UND DER VERGLEICHSPERSONEN.

Zusammenstellungen aus den Primärtabellen der »Racial characters» bieten uns für zwei quantitative anthropologische Charaktere, Körperlänge und Kephalindex, die Möglichkeit, für das Gesamtmaterial (47,387 Individuen) zwecks Vergleich mit den Ziffern vom Studentenmaterial (677 Individuen) Zahlen für die verschiedenen horizontalen und vertikalen sozialen Gruppen mitzuteilen. Wir vergleichen also die Studenten mit sämtlichen Untersuchten und nicht mit sämtlichen Nichtstudenten, welch letztere Methode rationeller erscheinen kann. Die Sache hat jedoch keine Bedeutung, da die Studenten einen sehr geringen Teil des Materials darstellen. Für einen dritten Charakter, die Jochbogenbreite, wurden die erforderlichen Zusammenstellungen speziell für die vorliegende Untersuchung vorgenommen. In Tab. 2 werden Mittelwerte und Mittelfehler in bezug auf die genannten drei Charaktere für Studenten und für verschiedene Sozialgruppen gegeben. Die Mittelfehler sind für die Mittelwerte der Körperlänge in gewöhnlicher Weise aus den Verteilungstabellen berechnet. Dieselbe Berechnungsmethode wurde für alle Mittelfehler, die das Studentenmaterial und das Vergleichspersonenmaterial betreffen, angewendet. Für den Kephalindex und die Jochbogenbreite, hinsichtlich welcher Charaktere keine sozial gruppierten Verteilungstabellen für das Gesamtmaterial vorliegen, sind die Mittelfehler, soweit sie dieses Material betreffen, in der Weise berechnet, dass die Standardabweichung für das ganze Reich durch die Quadratwurzel aus der Individuenzahl der Gruppe dividiert wurde, auf die sich der Mittelfehler bezieht.

Betrachten wir zunächst die Körperlänge, so finden wir, dass ihr Mittelwert für die Studenten nicht weniger als 175,16 cm (± 0,25 cm) beträgt. Der entsprechende Mittelwert des Gesamtmaterials ist 172,23 cm (± 0,03 cm). Grosse Verschiedenheiten zwischen den Studenten und sämtlichen Untersuchten treten auch in den drei vertikalen sozialen Gruppen hervor, namentlich bei »Landwirtschaft, Forstwirt-

schaft, Fischerei» und »Industrie, Handel, Verkehr», aber auch in »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» (s. Tab. 2).

Es ist indes interessant festzustellen, dass die Körperlängenmittelwerte bei den Studenten in den Berufsgruppen »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei», »Industrie, Handel, Verkehr» sowie »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» ungefähr dieselbe Höhe haben. Die Mittelwerte sind, wie Tab. 2 ergibt: 175,25 cm (± 0,73 cm), 175,21 cm (± 0,31 cm) resp. 175,03 cm (± 0,39 cm). In dem Gesamtmaterial hatte die Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» den Körperlängenmittelwerte 173,59 cm (± 0,15 cm), der bedeutend höher war als die für »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei»: 172,25 cm (± 0,04 cm) sowie für »Industrie, Handel, Verkehr»: 172,02 cm (± 0,01 cm). Da man annehmen darf, dass die Studenten im grossen und ganzen in den drei Berufsgruppen ungefähr auf demselben sozialen Niveau stehen, scheint dieses Resultat darauf hinzudeuten, dass die zwischen den drei Berufsgruppen in »Racial characters» konstatierten anthropologischen Verschiedenheiten auf Ungleichheiten ihres sozialen Niveaus zurückgeführt werden können. Entsprechende Resultate ergeben sich nach Tab. 2 und Tab. 3 auch für andere anthropologische Charaktere. Doch beweist dies nichts über das Nichtvorhandensein sozialer Auslese bei der Berufsrekrutierung (Auslese bei der Zirkulation in vertikaler Richtung), da der Berufsgruppierung der Beruf des Vaters des Untersuchten, nicht der Beruf des Untersuchten selbst zugrunde gelegt wurde.

Die Studenten haben also durchschnittlich eine 3 cm grössere Körperlänge als die Bevölkerung im allgemeinen. Man könnte vermuten, dass dies wenigstens teilweise darauf beruhen kann, dass die Studenten zu einem verhältnismässig hohen Prozentsatz aus Landesteilen stammen, wo die Körperlänge relativ gross ist. Dies scheint indes nicht in nennenswertem Grade der Fall zu sein. Wenn man das Land in die 134 Distrikte einteilt (vgl. S. 83), auf die das Material in »Racial characters» verteilt wird, und einen standardisierten Körperlängenmittelwert bildet, der die Distriktsmittelwerte (landschaftsweise) für die Körperlänge in demselben Verhältnis enthält wie die Verteilung des Studentenmaterials auf die verschiedenen Distrikte, so beträgt der so berechnete Mittelwert 172,30 cm. Ein aufs Geratewohl ausgewähltes Material, das geographisch ebenso zusammengesetzt ist wie das Studentenmaterial, gibt also einen nur unbedeutend höheren Körperlängenmittelwert als der unstandardisierte Mittelwert für das ganze Reich.

Vergleichen wir nun die Körperlänge der Studenten mit der in den verschiedenen sozialen Gruppen des Gesamtmaterials, so finden wir,

dass in der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei», wo die Bezeichnung Oberschicht im Gesamtmaterial einem sehr grossen Teil der Individuen der Berufsgruppe beigelegt worden ist, die durchschnittliche Körperlänge der Studenten die Durchschnittskörperlänge erheblich übersteigt, die wir für die Oberschicht gefunden haben. In den Gruppen »Industrie, Handel, Verkehr» und »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» übersteigt die Durchschnittskörperlänge der Studenten die der Oberschicht oder ist dieser ungefähr gleich, übersteigt aber erheblich die Durchschnittskörperlänge in den Gruppen, die in »Racial characters» als Mittel- und Unterschicht bezeichnet werden.

Dass Studenten grössere Körperlänge haben als die Bevölkerung im allgemeinen, hat sich in mehreren Ländern herausgestellt. Wie ich gezeigt habe, hat LIVI (1898) dies für Italien, LAPOUGE (1899) für eine französische Stadt nachgewiesen. Von anderen Autoren sei GOULD (1869) genannt. Dieser stellte fest, dass die Studenten der Universitäten Cambridge und New Haven (U. S. A.) grössere Körperlänge besassen als Soldaten derselben Gegenden. SÖREN HANSEN (1907—1911) konstatierte für Dänemark, dass Studierten (1,523 Personen) erheblich grössere Körperlänge hatten als andere Berufsgruppen. BRYN (1925) stellte anthropologische Daten für Studenten und ihnen gleichstehende Personen in Oslo fest, und fand bei ihnen grössere durchschnittliche Körpermasse als bei der übrigen Stadtbevölkerung. Das Material umfasst jedoch nur 38 Individuen.

Nebenbei sei darauf hingewiesen, dass Prof. HANNESON (1925) für 844 Isländer im Alter von 20—40 Jahren einen Körperlängenmittelwert von nicht weniger als 173,55 cm (± 0,13 cm) und für 233 Isländer im Alter von 20—22 Jahren einen solchen von 173,05 cm (± 0,25 cm) gefunden hat. Diese hohen Körperlängenmittelwerte für Island haben in anthropologischen Kreisen gewisses Aufsehen erregt. Nach diesen Zahlen zu urteilen, haben die Isländer den höchsten Körperlängenmittelwert unter den nordischen Völkern, die bekanntlich die höchste Körpergrösse in Europa aufweisen. Nur für die Schotten ist nach Anthropometric Committee ein höherer Körperlängenmittelwert, 174,6 cm, festgestellt worden. Indes besteht HANNESONs Material aus Studenten und Schülern verschiedener höherer Schulen in Reykjavik und ist deshalb keine gute Stichprobe der isländischen Bevölkerung. Da die Studenten, wie ich hier gezeigt habe, eine ausgesprochen grössere Körperlänge als die Bevölkerung im allgemeinen besitzen, so hat man Ursache zu vermuten, dass die hohen Körperlängenmittelwerte, die HANNESON für Island gibt, auf einseitiger Auswahl bei der Materialsammlung beruhen.

Gegen den genannten hohen Körperlängenmittelwert der Schotten kann man übrigens auch mit HULTKRANTZ (1927) einwenden, dass die Zahl wahrscheinlich zu hoch ausgefallen ist, weil etwa die Hälfte des Materials aus besser situierten Volksschichten stammte, die sich, wie wir oben sahen, durch eine verhältnismässig grosse Körperlänge auszeichnen.

Worauf kann dann die grössere Körperlänge der Studenten beruhen, da geographische Auswahl als Ursache nicht in Betracht kommt? Wir können zunächst daran denken, dass ungleichartige soziale Verhältnisse mitspielen. Tab. 2 zeigt, dass die oberen Gesellschaftsschichten grössere Körperlänge haben als die unteren und dass der anthropologische Typus der Studenten im wesentlichen an der Stelle des in »Racial characters» verwendeten Einteilungsschemas »Ober-, Mittel- und Unterschicht» liegt, wo man es mit Rücksicht auf die Herstammung der Studenten aus den verschiedenen sozialen Schichten erwarten muss (vgl. S. 87). Entsprechendes kann auch für das Vergleichspersonenmaterial behauptet werden. Dies ist ein gutes Indiz dafür, dass die sozialen Einflüsse als wichtige Faktoren in Betracht zu ziehen sind, wenn man die Ursachen des anthropologischen Sondertypus der Studenten hinsichtlich der Körperlänge feststellen will.

Wir dürfen indes, wie schon bemerkt, nicht übersehen, dass die Studenten während ihrer Studienzeit, abweichend von den Nichtstudenten, speziellen äusseren Einflüssen ausgesetzt gewesen sein können.

Ferner kann man, wie oben hervorgehoben wurde, damit rechnen, dass soziale Auslese mitspielt. Wenn bei den Studenten eine Auslese direkt nach gewissen physischen oder mit diesen in Korrelation stehenden psychischen oder physischen Merkmalen (genetischer Zusammenhang) stattgefunden hat, so muss dies, wie schon erwähnt, bei den Studenten, abweichend von den Nichtstudenten, einen anthropologischen Sondertypus schaffen. Um diese Frage näher zu untersuchen, wollen wir die Studenten, welche Vergleichspersonen erhalten haben (618 Individuen) in den vertikalen sozialen Gruppen mit dem Vergleichsmaterial vergleichen.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass die Studenten in der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» ihren Vergleichspersonen sozial näher stehen als in den Gruppen »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» und »Industrie, Handel, Verkehr». Wenn nun soziale Verhältnisse einen anthropologischen Sondertypus der Studenten bedingen, so müssen diese in der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie

TABELLE 2. *Mittelwerte der Körperlänge, des Kephalindex und der Jochbogenbreite für Studenten, für Vergleichspersonen und für verschiedene Sozialgruppen des Gesamtmateriales.*

| Vertikale Sozialgruppen | Horizontale Sozialgruppen | Anzahl untersuchte Individuen | Körperlänge, cm | Kephalindex | Jochbogenbreite, mm |
|---|---|---|---|---|---|
| Alle Berufe | Sämtliche Studenten ......... | 677 | 175,16 ± 0,25 | 77,69 ± 0,12 | 136,27 ± 0,17 |
| | Studenten mit Vergleichspersonen ........... | 618 | 175,23 ± 0,24 | 77,73 ± 0,13 | 136,29 ± 0,18 |
| | Vergleichspersonen .............. | 618 | 173,33 ± 0,25 | 77,86 ± 0,13 | 135,60 ± 0,19 |
| | Höhere Schicht | 6952 | 173,09 ± 0,07 | 77,92 ± 0,04 | 136,83 ± 0,05 |
| | Mittlere Schicht | 15718 | 172,48 ± 0,05 | 77,75 ± 0,03 | 136,14 ± 0,04 |
| | Untere Schicht | 23474 | 171,85 ± 0,04 | 77,57 ± 0,02 | 135,71 ± 0,03 |
| | Sämtliche Untersuchte (inkl. Beruf unbekannt) ...... | 46983 | 172,23 ± 0,03 | 77,69 ± 0,01 | 136,02 ± 0,02 |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft und Fischerei» angehören | Sämtliche Studenten ......... | 81 | 175,25 ± 0,73 | 77,84 ± 0,34 | 136,84 ± 0,55 |
| | Studenten mit Vergleichspersonen ........... | 77 | 175,19 ± 0,75 | 77,94 ± 0,35 | 137,13 ± 0,56 |
| | Vergleichspersonen .............. | 77 | 172,78 ± 0,77 | 78,12 ± 0,42 | 136,57 ± 0,47 |
| | Höhere Schicht | 5384 | 172,77 ± 0,08 | 77,99 ± 0,04 | 137,07 ± 0,07 |
| | Mittlere Schicht | 8643 | 172,33 ± 0,06 | 77,85 ± 0,03 | 136,58 ± 0,05 |
| | Untere Schicht | 8631 | 171,83 ± 0,06 | 77,63 ± 0,03 | 136,06 ± 0,05 |
| | Summe | 22658 | 172,25 ± 0,04 | 77,80 ± 0,02 | 136,50 ± 0,03 |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Industrie, Handel und Verkehr» angehören | Sämtliche Studenten ......... | 399 | 175,21 ± 0,31 | 77,58 ± 0,16 | 136,32 ± 0,22 |
| | Studenten mit Vergleichspersonen ........... | 379 | 175,21 ± 0,30 | 77,64 ± 0,16 | 136,38 ± 0,22 |
| | Vergleichspersonen .............. | 379 | 172,79 ± 0,32 | 77,90 ± 0,16 | 135,43 ± 0,25 |
| | Höhere Schicht | 1230 | 174,01 ± 0,18 | 77,62 ± 0,09 | 136,07 ± 0,14 |
| | Mittlere Schicht | 6067 | 172,52 ± 0,08 | 77,62 ± 0,04 | 135,57 ± 0,06 |
| | Untere Schicht | 14650 | 171,83 ± 0,05 | 77,54 ± 0,03 | 135,50 ± 0,04 |
| | Summe | 21947 | 172,02 ± 0,04 | 77,57 ± 0,02 | 135,55 ± 0,03 |

TABELLE 2. (Fortsetzung.)

| Vertikale Sozialgruppen | Horizontale Sozialgruppen | Anzahl untersuchte Individuen | Körperlänge, cm | Kephalindex | Jochbogenbreite, mm |
|---|---|---|---|---|---|
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Öffentlicher Dienst und freie Berufe» angehören | Sämtliche Studenten ......... | 197 | 175,03 ± 0,39 | 77,86 ± 0,22 | 135,92 ± 0,32 |
| | Studenten mit Vergleichspersonen ........... | 162 | 175,31 ± 0,43 | 77,81 ± 0,24 | 135,68 ± 0,36 |
| | Vergleichspersonen .............. | 162 | 174,85 ± 0,47 | 77,67 ± 0,23 | 135,67 ± 0,35 |
| | Höhere Schicht | 338 | 175,09 ± 0,33 | 77,99 ± 0,17 | 135,67 ± 0,26 |
| | Mittlere Schicht | 1008 | 173,46 ± 0,19 | 77,62 ± 0,10 | 135,80 ± 0,15 |
| | Untere Schicht | 193 | 173,01 ± 0,11 | 77,58 ± 0,23 | 135,77 ± 0,35 |
| | Summe | 1539 | 173,59 ± 0,15 | 77,69 ± 0,08 | 135,77 ± 0,12 |

Berufe» ihren Vergleichspersonen anthropologisch näher stehen als in den beiden übrigen Gruppen. Dies scheint auch der Fall zu sein. In der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» übersteigt die Durchschnittskörperlänge der Studenten die ihrer Vergleichspersonen nur um 0,46 cm (± 0,61 cm), in der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» um 2,40 cm (± 1,07 cm) und in der Gruppe »Industrie, Handel, Verkehr» um 2,42 cm (± 0,44 cm).

Betrachtet man besonders die Studenten, deren Väter zur Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe», gehören, so findet man, dass die durchschnittliche Körperlänge hier 175,03 cm (± 0,39 cm) beträgt, ein Mittelwert, welcher den für sämtliche Untersuchte im ganzen Reiche: 172,23 cm (± 0,03 cm), erheblich übersteigt.

Dieser Umstand kann nicht in nennenswertem Grade darauf beruhen, dass die zur Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» gehörenden Studenten zu einem verhältnismässig grossen Prozentsatz aus den Teilen Schwedens stammen, wo die Körperlänge relativ gross ist. Ein standardisierter Körperlängenmittelwert, analog zu dem auf S. 91 berechnet, beträgt 172,31 cm. Ein aufs Geratewohl ausgewähltes Material, das geographisch ebenso zusammengesetzt ist wie das aus der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» stammende Studentenmaterial, gibt also einen nur unbedeutend höheren Körperlängenmittelwert als der nichtstandardisierte Mittelwert des Gesamtmaterials.

Nichts deutet darauf hin, dass die grosse Körperlänge der Studenten

in der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» in nennenswertem Grade als soziale Auslese bei der Zirkulation zwischen den Bevölkerungsschichten erklärt werden kann. Betrachten wir die Studenten der Gruppe, welche Vergleichspersonen erhalten haben, so finden wir, dass ihre Durchschnittskörperlänge 175,31 cm (± 0,43 cm) beträgt. Das Vergleichspersonenmaterial, das dem Studentenmaterial in bezug auf geographische Herstammung und soziale Zusammensetzung sehr nahe steht, aber die Personen umfasst, welche nicht das Abiturientenexamen abgelegt haben und daher nicht die Möglichkeit besitzen, die höheren Stellen in unserem Staats- und Wirtschaftsleben zu bekleiden, hat einen Mittelwert, der sich wenig von dem der Studenten unterscheidet, nämlich 174,85 cm (± 0,47 cm). Würde ein bedeutenderer Ausleseprozess stattfinden, so müssten die Ziffern stärker voneinander abweichen.

Da hier sowohl die Studenten als die ihnen sozial gleichstehenden Vergleichspersonen erheblich grössere Körperlänge haben als das Gesamtmaterial, so dürfen wir, auch wenn wir berücksichtigen, dass die Ergebnisse teilweise zufallsbedingt sein können, annehmen, dass diese grössere Körperlänge zum grössten Teil auf Milieuverschiedenheiten beruhen muss.

Gehen wir nun zu dem Kephalindex über (s. Tab. 2), so finden wir, dass dessen Mittelwert bei den Studenten, 77,69 (± 0,12), genau dieselbe Höhe erreicht wie bei den sämtlichen Untersuchten. Berechnet man einen mit der Frequenz der Studentenpopulation in den 134 Distrikten Schwedens standardisierten Kephalindexmittelwert für die Gesamtpopulation in den betreffenden Distrikten, analog dem für die Körperlänge berechneten, so findet man, dass der so erhaltene Mittelwert 77,62 beträgt. Verschiedenheiten der geographischen Herkunft dürften also den Vergleich zwischen dem Kephalindex der Studenten und dem der Gesamtpopulation nicht nennenswert beeinflussen.

Vergleicht man den Kephalindexmittelwert der Studenten mit den entsprechenden Mittelwerten der verschiedenen sozialen Gruppen des Gesamtmaterials, die nach Tab. 2 sehr geringe Unterschiede im Kephalindex aufweisen, sowie mit den Vergleichspersonen, so zeigt sich, dass das Studentenmaterial zahlenmässig allzu gering ist, als dass sich aus den kleinen Differenzen, welche hervortreten, irgendwelche Schlüsse ziehen liessen.

Der Mittelwert der Jochbogenbreite der Studenten (s. Tab. 2) beträgt 136,27 mm (± 0,17 mm) und übersteigt also etwas den des Gesamtmaterials, 136,02 mm (± 0,02 mm). Doch ist dieser Unterschied nicht statistisch sichergestellt. Wenn man die Studenten in den drei

vertikalen sozialen Gruppen (Berufsgruppen) mit der Gesamtpopulation vergleicht, so zeigt sich auch hier, dass erstere etwas grössere Jochbogenbreite haben als die Bevölkerung im allgemeinen. Die Unterschiede sind indes in den Gruppen »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» und »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» klein und nicht sichergestellt. Dagegen zeigen die Studenten der Gruppe »Industrie, Handel, Verkehr», verglichen mit dem Gesamtmaterial, deutlich grössere Jochbogenbreite.

Es zeigt sich indes, dass die Studenten zu einem grösseren Prozentsatz als die Bevölkerung im allgemeinen aus den Landesteilen stammen, wo die Jochbogenbreite relativ gering ist. Berechnet man einen standardisierten Mittelwert für die Jochbogenbreite, der die Mittelwerte der Jochbogenbreite für die Gesamtpopulation der Distrikte des Landes (landschaftsweise) in demselben Verhältnis enthält wie die Verteilung des Studentenmaterials auf die betreffenden Distrikte, so beträgt der so erhaltene Mittelwert 135,65 mm. Man kann also unbedenklich den Schluss ziehen, dass die Studenten eine grössere Jochbogenbreite haben als die Nichtstudenten.

Tab. 2 zeigt, dass die Oberschicht in Schweden eine grössere Jochbogenbreite aufweist als die Mittelschicht und diese ihrerseits eine grössere als die Unterschicht. Der Mittelwert der Jochbogenbreite der Studenten ist niedriger als der der Oberschicht und wahrscheinlich höher als der der Mittelschicht. In den drei vertikalen sozialen Gruppen ergeben sich keine sichergestellten Resultate, ausser in der Gruppe »Industrie, Handel, Verkehr», wo die Studenten einen höheren Mittelwert aufweisen als die Oberschicht. Wegen der zahlenmässigen Geringfügigkeit des Studentenmaterials können wir indes mit Sicherheit nur feststellen, dass der Mittelwert der Jochbogenbreite der Studenten hier höher ist als derjenige der Mittelschicht.

Indes müssen wir auch jetzt bedenken, dass die spezielle geographische Repräsentation der Studenten mitspielt. Berechnet man einen standardisierten Mittelwert der Jochbogenbreite in der Weise, dass er die Mittelwerte der Oberschicht, Mittelschicht resp. Unterschicht des Gesamtmaterials in den 25 »Landschaften» Schwedens (Stockholm ist hier wie oben und in »Racial characters» gesondert behandelt) in demselben Verhältnis enthält wie die Verteilung der Studenten auf die verschiedenen Landschaften, so bekommt man für die Oberschicht einen Mittelwert der Jochbogenbreite von 136,79 mm, für die Mittelschicht von 135,95 mm und für die Unterschicht von 135,57 mm. Es zeigt sich also, dass der anthropologische Typus der

Studenten, was die Jochbogenbreite anlangt, denjenigen etwas übertrifft, den wir auf Grund unserer Zusammenstellungen für die Schicht gefunden haben, die in »Racial characters» als Mittelschicht bezeichnet wird. Die Differenzen der Jochbogenbreite zwischen verschiedenen Bevölkerungsschichten sind indes allzu klein, als dass wir bei unserem Material mit Exaktheit feststellen könnten, an welcher Stelle des in »Racial characters» verwendeten Einteilungsschemas »Ober-, Mittel- und Unterschicht» die Studenten ihrem anthropologischen Typus nach stehen. Das Vergleichsmaterial zeigt ferner eine Jochbogenbreite, 135,60 mm (± 0,19 mm), die unter dem Mittelwert für das ganze Reich liegt. Berücksichtigt man indes die spezielle geographische Repräsentation der Studenten und damit auch der Vergleichspersonen und vergleicht den Mittelwert für die letzteren mit dem oben berechneten standardisierten Mittelwert der Jochbogenbreite für das ganze Reich, 135,65 mm, so findet man, dass diese beiden Mittelwerte auf ungefähr demselben Niveau stehen. Dies schliesst indes keineswegs aus, dass man bei einem grösseren Material sichergestellte Unterschiede bekommen kann.

Die Differenzen, die in bezug auf die Jochbogenbreite zwischen Studenten und Vergleichspersonen hervortreten, sind gleichfalls zu klein, als dass man mit grösserer Sicherheit davon sprechen könnte, dass die Studenten ihren Vergleichspersonen in der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» näher stehen als in den beiden anderen Berufsgruppen. Die Ziffern deuten indes in dieselbe Richtung wie bei der Körperlänge.

In der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» übersteigt die durchschnittliche Jochbogenbreite der Studenten die der Vergleichspersonen um nur 0,01 mm (± 0,50 mm), in der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» um 0,56 mm (± 0,73 mm) und in der Gruppe »Industrie, Handel, Verkehr» um 0,95 mm (± 0,34 mm).

Wir müssen also die Frage nach den Ursachen der bei den Studenten konstatierten grösseren Jochbogenbreite offen lassen.

In »Racial characters» wurde auch der Schulterbreitenindex (Schulterbreite in % der Körperlänge) vom sozialanthropologischen Gesichtspunkt aus untersucht. Es ergaben sich, wie bemerkt, in bezug auf diesen Index keine Verschiedenheiten zwischen oberen und unteren Gesellschaftsschichten. Wir können also mit gutem Grund annehmen, dass die Schulterbreite ebenso wie die Körperlänge in den höheren Gesellschaftsschichten grösser ist als in den unteren.

Ich habe die Schulterbreite unserer Studenten und ihrer Ver-

gleichspersonen untersucht. Für sämtliche untersuchte Studenten betrug ihr Mittelwert 39,55 cm (± 0,06 cm) und war also höher als der Reichsmittelwert 39,23 cm (± 0,01 cm). Dies sagt an und für sich nichts, solange wir nicht nachweisen können, dass die speziellen geographischen Rekrutierungsverhältnisse der Studenten nicht mitspielen. Doch zeigen die Studenten eine Schulterbreite, die grösser ist als die in sämtlichen der fünf Territorien, in die das Gesamtmaterial in »Racial characters» eingeteilt ist. Vergleicht man die Studenten, welche Vergleichspersonen haben, mit dem Vergleichsmaterial, so zeigt sich, dass der Mittelwert der Schulterbreite für die Studenten 39,53 cm (± 0,06 cm), für die Vergleichspersonen 39,15 cm (± 0,07 cm) beträgt. Der Unterschied 0,38 cm (± 0,09 cm) ist völlig sichergestellt. Vergleicht man die Studenten mit ihren Vergleichspersonen in den vertikalen sozialen Gruppen, so findet man, dass die Schulterbreite der ersteren die der letzteren in der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» durchschnittlich nur um 0,07 cm (± 0,18 cm), in der Gruppe Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» um 0,83 cm (± 0,26 cm) und in der Gruppe »Industrie, Handel, Verkehr» um 0,17 cm (± 0,12 cm) übersteigt. Es bestehen also für die Schulterbreite sehr wahrscheinlich entsprechende Verhältnisse, wie sie oben für die Körperlänge nachgewiesen wurden.

Bezüglich des Kephalindex traten keine sichergestellten Unterschiede zwischen den Studenten und der schwedischen Bevölkerung im allgemeinen hervor (s. Tab. 2). Dies stimmt, wie ich schon sagte, damit überein, dass keine grösseren Unterschiede im Kephalindex zwischen den verschiedenen sozialen Schichten unseres Landes nachweisbar sind.

Es ist indes interessant zu untersuchen, wie die Verhältnisse hinsichtlich der beiden Masse, Kopflänge und Kopfbreite, liegen, aus denen der Kephalindex gebildet ist. Wir verweisen auf Tab. 3.

Es zeigt sich, dass die Kopflänge des Studentenmaterials einen Mittelwert von 195,68 mm (± 0,25 mm) hat, gegenüber einem Mittelwert für sämtliche Untersuchte von 193,81 mm (± 0,03 mm). Der Mittelwert der Kopfbreite beträgt für die Studenten 151,65 mm (± 0,19 mm), für sämtliche Untersuchte 150,41 mm (± 0,02 mm).

Die Studenten besitzen also beträchtlich grössere Kopflänge und Kopfbreite als die Bevölkerung im allgemeinen. Inwieweit die spezielle Herstammung der Studenten aus verschiedenen Landesteilen für dieses Resultat von Bedeutung ist, entzieht sich indes sicherer Beurteilung. Jedoch zeigen die Studenten eine mittlere Kopflänge, die

TABELLE 3. *Mittelwerte der Schulterbreite, der Kopflänge und der Kopfbreite für Studenten, für Vergleichspersonen und für das Gesamtmaterial.*

| Vertikale Sozialgruppen | Horizontale Sozialgruppen | Anzahl untersuchte Individuen | Schulterbreite, cm | Kopflänge, mm | Kopfbreite, mm |
|---|---|---|---|---|---|
| Alle Berufe | Sämtliche Studenten | 677 | $39{,}55 \pm 0{,}06$ | $195{,}51 \pm 0{,}25$ | $151{,}65 \pm 0{,}19$ |
| | Studenten mit Vergleichspersonen | 618 | $39{,}53 \pm 0{,}06$ | $195{,}48 \pm 0{,}25$ | $151{,}67 \pm 0{,}19$ |
| | Vergleichspersonen | 618 | $39{,}15 \pm 0{,}07$ | $193{,}91 \pm 0{,}26$ | $150{,}83 \pm 0{,}21$ |
| | Sämtliche Untersuchte | 46983 | $39{,}23 \pm 0{,}01$ | $193{,}84 \pm 0{,}03$ | $150{,}44 \pm 0{,}02$ |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft und Fischerei» angehören | Sämtliche Studenten | 81 | $39{,}97 \pm 0{,}19$ | $195{,}68 + 0{,}64$ | $152{,}15 \pm 0{,}56$ |
| | Studenten mit Vergleichspersonen | 77 | $40{,}01 \pm 0{,}20$ | $195{,}62 \pm 0{,}66$ | $152{,}26 \pm 0{,}59$ |
| | Vergleichspersonen | 77 | $39{,}18 \pm 0{,}18$ | $194{,}39 \pm 0{,}76$ | $151{,}49 + 0{,}68$ |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Industrie, Handel und Verkehr» angehören | Sämtliche Studenten | 399 | $39{,}51 \pm 0{,}08$ | $195{,}60 \pm 0{,}32$ | $151{,}49 \pm 0{,}24$ |
| | Studenten mit Vergleichspersonen | 379 | $39{,}49 \pm 0{,}08$ | $195{,}46 \pm 0{,}33$ | $151{,}51 \pm 0{,}24$ |
| | Vergleichspersonen | 379 | $39{,}02 \pm 0{,}09$ | $193{,}58 \pm 0{,}33$ | $150{,}65 \pm 0{,}27$ |
| Individuen, deren Väter der Gruppe »Öffentlicher Dienst und freie Berufe» angehören | Sämtliche Studenten | 197 | $39{,}47 \pm 0{,}11$ | $195{,}24 \pm 0{,}41$ | $151{,}83 \pm 0{,}35$ |
| | Studenten mit Vergleichspersonen | 162 | $39{,}50 \pm 0{,}12$ | $195{,}49 \pm 0{,}47$ | $151{,}79 \pm 0{,}38$ |
| | Vergleichspersonen | 162 | $39{,}43 \pm 0{,}14$ | $194{,}56 \pm 0{,}47$ | $150{,}93 \pm 0{,}37$ |

bedeutend grösser ist als die in jedem der fünf Territorien Schwedens. Die mittlere Kopfbreite der Studenten übersteigt beträchtlich die in den fünf Territorien mit Ausnahme von Nordschweden, was durch

den dortigen beträchtlichen Einschlag kurzköpfiger ostbaltischer und lappischer Bevölkerungselemente erklärlich ist.

Wenn wir in Tab. 3 die Länge und Breite des Kopfes bei den 618 Studenten, welche Vergleichspersonen haben, mit dem Vergleichsmaterial vergleichen, so können wir davon ausgehen, dass die Resultate nicht durch ungleiche Repräsentation in bezug auf geographische Herstammung beeinflusst werden. Wir finden hier ein Bild, das teilweise andere Tendenzen andeutet als die, welche wir bei Körperlänge und Schulterbreite gefunden haben. Nicht nur in den Gruppen »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» und »Industrie, Handel, Verkehr» treten Differenzen zwischen den Studenten und den Vergleichspersonen hervor, sondern auch in der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe».

Die Differenzen betragen in dieser Gruppe für die Kopflänge 0,93 mm (± 0,66 mm) und für die Kopfbreite 0,86 mm (± 0,51 mm). In der Gruppe »Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Fischerei» sind die entsprechenden Differenzen 1,23 mm (± 1,00 mm) resp. 0,77 mm (± 0,90 mm) und in der Gruppe »Industrie, Handel, Verkehr» 1,88 mm (± 0,16 mm) resp. 0,86 (± 0,36 mm).

Dass in der Gruppe »Öffentlicher Dienst, freie Berufe» sowohl Kopflänge als -breite der Studenten die der Vergleichspersonen um den 1 $^1/_2$ fachen Mittelfehler der Differenz übersteigen, darf nicht als voller Beweis dafür dienen, dass soziale Auslese stattfindet, wenn es auch bis zu gewissem Grade die Resultate stützt, zu denen wir im folgenden gelangen. Der Unterschied kann auf Zufall beruhen. Ebenso wie früher bezüglich der Jochbogenbreite finden wir auch betreffend die Länge und Breite des Kopfes, dass die hervortretenden Unterschiede nicht so gross sind, als dass wir aus dem uns zur Verfügung stehenden Material sichere Schlüsse darüber ziehen könnten, ob Milieuverhältnisse oder soziale Auslese den anthropologischen Sondertypus der Studenten bedingen.

Ich habe also unsere Studenten mit Nichtstudenten verglichen, die den ersteren in bezug auf soziale Herstammung möglichst gleichstanden. Ich habe dabei hervorgehoben, dass die Studenten im allgemeinen im Gegensatz zu den Vergleichspersonen künftig die höheren Stellen in unserem Staats- und Wirtschaftsleben bekleiden werden. Die Sache lässt sich folgendermassen ausdrücken. Wir sind von den Volksschichten ausgegangen, aus denen die Studenten stammen, und haben Individuen aus dieser Schicht, die künftig voraussichtlich höhere gesellschaftliche Stellungen einnehmen werden (Studen-

ten), mit Personen verglichen, von denen dies nicht zu erwarten ist (Nichtstudenten).

Um die obigen Resultate zu kontrollieren, will ich die bisherige Untersuchung, die als prospektiv bezeichnet werden kann, durch eine Untersuchung retrospektiven Charakters ergänzen.

Ich habe der Material eingeteilt in: I. Studenten, deren Väter nach der Berufsangabe zu urteilen das Abiturientenexamen abgelegt haben; II. Studenten, deren Väter nach der Berufsangabe zu urteilen nicht dieses Examen gemacht haben. Die erste Gruppe umfasst etwas weniger, die zweite etwas mehr als die Hälfte des Materials.

Gruppe I besteht aus Personen, die aus einer sehr hohen Bevölkerungsschicht hervorgegangen sind und sich dort im grossen und ganzen halten konnten. Gruppe II dagegen setzt sich aus Individuen zusammen, deren Eltern einer tieferen Volksschicht angehören, die sich aber selbst emporgearbeitet haben und also ein aufsteigende Volksschicht darstellen.

Die Milieuverhältnisse müssen für Gruppe I als günstiger angenommen werden als für Gruppe II. Würden nur Milieuverhältnisse die zwischen verschiedenen sozialen Schichten konstatierten anthropologischen Verschiedenheiten bedingen, so müsste Gruppe I den anthropologischen Typus einer höheren Volksschicht, Gruppe II den einer tieferen aufweisen.

Würde dagegen lediglich soziale Auslese die sozialanthropologischen Verschiedenheiten erklären, so müsste Gruppe II eher den anthropologischen Typus einer höheren, Gruppe I den einer tieferen Bevölkerungsschicht zeigen. Gruppe I, die in einer höheren Schicht verbleibenden, haben allerdings teilweise die Eigenschaften geerbt, welche die soziale Auslese für ihre Vorfahren bestimmten, und stellen selbst infolge der Scheidung von denen, die nicht das Abitur zu machen vermochten, das Ergebnis einer sozialen Auslese dar. Diese letztere soziale Auslese muss indes als schwach bezeichnet werden, da es in den höheren Kreisen oft als selbstverständlich gilt, dass die Söhne, wenn möglich, das Abitur machen. Gruppe II, der aufsteigende Strom, ist dagegen als das Resultat einer starken Auslese zu betrachten.

Da sich also die Wirkung der sozialen Auslese kräftiger in den Zahlen für Gruppe II als in denen für Gruppe I abspiegeln muss und da sich die Milieuverhältnisse der höheren Bevölkerungsschichten stärker in Gruppe I als in Gruppe II geltend machen müssen, so muss ein Vergleich zwischen den beiden Gruppen gewisse Anhaltspunkte dafür geben können, welche Bedeutung die soziale Auslese und die

TABELLE 4. *Die anthropologischen Verhältnisse der Studenten nach ihrer sozialen Abstammung.*

| | Anzahl | Körperlänge, cm | Schulterbreite, cm | Jochbogenbreite, mm | Kephalindex | Kopflänge, mm | Kopfbreite, mm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Studenten, deren Väter das Abiturientenexamen gemacht haben ........... | 325 | $175{,}68 \pm 0{,}33$ | $39{,}70 \pm 0{,}09$ | $135{,}88 \pm 0{,}25$ | $77{,}75 \pm 0{,}18$ | $195{,}31 \pm 0{,}36$ | $151{,}61 \pm 0{,}28$ |
| Studenten, deren Väter das Abiturientenexamen nicht gemacht haben ... | 352 | $174{,}69 \pm 0{,}37$ | $39{,}41 \pm 0{,}08$ | $136{,}63 \pm 0{,}21$ | $77{,}64 \pm 0{,}17$ | $195{,}69 \pm 0{,}31$ | $151{,}70 \pm 0{,}25$ |

Milieuverhältnisse für sozialanthropologische Verschiedenheiten besitzen. Wir verweisen auf Tab. 4.

Es zeigt sich, dass die Körperlänge in Gruppe I die in Gruppe II um 0,99 cm ($\pm$ 0,19 cm) übersteigt. Für die Schulterbreite beträgt der entsprechende Unterschied 0,29 cm ($\pm$ 0,12 cm). Diese Zahlen stützen den Satz, dass die grössere Körperlänge und Schulterbreite der Studenten im Vergleich zu Nichtstudenten hauptsächlich auf Einflüssen der Umwelt beruht.

In bezug auf den Kephalindex treten auch hier keine Verschiedenheiten hervor.

Betrachten wir die Kopfmasse, so zeigt sich, dass hier teilweise ein anderer Kausalzusammenhang vorliegen muss als bei Körperlänge und Schulterbreite. Die Jochbogenbreite für Gruppe II übersteigt die für Gruppe I um 0,75 mm ($\pm$ 0,34 mm). Für die Kopflänge ist der entsprechende Unterschied 0,38 mm ($\pm$ 0,48 mm) und für die Kopfbreite 0,09 mm ($\pm$ 0,37 mm).

Die Unterschiede könnten, falls sie signifikativ wären, nicht durch verschiedenartige Umwelteinflüsse erklärt werden. Gruppe I repräsentiert ein günstigeres Milieu als Gruppe II. Wären die Umweltverhält nisse in beiden Gruppen gleich, so hätte man alle Ursache zu erwarten, dass grössere Unterschiede als die festgestellten zutagetreten.

Obgleich die Differenzen statistisch nicht sichergestellt sind, so sind sie jedenfalls ein Indiz dafür, dass sich hier andere Ursachen

als Umwelteinflüsse geltend machen. Davon, dass geographische Auslese die Ergebnisse in Tab. 4 nicht nennenswert beeinflusst, haben wir uns überzeugt. Besonders könnte man einen solchen Einfluss bei der Jochbogenbreite erwarten. Hier zeigt sich indes, dass, wenn die standardisierte Mittelzahl berechnet wird, welche die Mittelzahlen der Jochbogenbreite in den Distrikten der Landschaften für Gruppe I resp. II im Verhältnis zur Verteilung des ganzen Studentenmaterials auf die verschiedenen Distrikte enthält, die standardisierte Mittelzahl für Gruppe I 135,53 mm und für Gruppe II 136,13 mm beträgt. (Dass diese Mittelzahlen beide niedriger sind als die in Tab. 4, ist nicht unverständlich. Dies bedeutet ceteris paribus, dass die Gruppen I und II in den Landesteilen, wo Gruppe II überwiegt, grössere Abweichungen aufweisen.) Der Unterschied tritt also sogar in den standardisierten Mittelzahlen etwas deutlicher hervor als in den nichtstandardisierten.

Nach den erhaltenen Resultaten kann man es also für möglich ansehen, dass sich bezüglich der Kopfgrösse eine gewisse soziale Auslese geltend macht. Hierbei darf man indes wohl nicht an eine direkte Auslese nach der Kopfgrösse denken, sondern nach Eigenschaften, z. B. psychischen, mit denen die betreffenden Kopfmasse in Korrelation stehen.

Dass ein Zusammenhang zwischen Intellekt und Kopfgrösse besteht, wird jetzt allgemein von den Forschern angenommen, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben. Zahlreiche Wägungen der Gehirne bedeutender Männer haben ein durchschnittlich erheblich grösseres Gewicht ergeben als das der Bevölkerung im allgemeinen [s. MATIEGKA (1902), BUSCHAN (1904), PLOETZ (1923) u. a.]. Es ist indes schwer, sich ein Urteil darüber zu bilden, inwieweit die Milieuverschiedenheit zwischen den verglichenen Materialien die Resultate beeinflussen kann. Ferner liegt eine Reihe von Untersuchungen vor über den Zusammenhang zwischen Begabung und äusseren Körpermerkmalen bei Schulkindern [MATIEGKA (1898), RÖSE (1905), BAYERTHAL (1911), LUNDBORG (1913), DOLL (1916) u. a.]. Die meisten behandeln die Beziehung zwischen Intellekt und Kopfgrösse und weisen nach, dass begabte Kinder grössere Köpfe haben als unbegabte; in manchen Untersuchungen wird auch ein Zusammenhang zwischen Begabung und anderen körperlichen Merkmalen festgestellt.

Bei Untersuchungen an Kindern in den Wachstumsjahren ist darauf hinzuweisen, dass der Zusammenhang darauf beruhen kann, dass die Kinder, die sich in bezug auf die psychischen Merkmalen in einem

späteren Entwicklungsstadium befinden als gleichaltrige, dies auch in bezug auf die physischen tun.

Grössere Sicherheit dafür, dass nicht verschiedenartige Milieuverhältnisse usw. die Resultate beeinflussen, bietet eine Untersuchung von VENN (1890) [vgl. auch GALTON (1888 und 1890)]. Er untersuchte die Kopfmasse (Länge, Breite und Höhe des Kopfes) bei 2,134 Studenten der Universität Cambridge und teilte sie nach ihren Erfolgen in drei Gruppen. Die drei Gruppen werden in Altersklassen geteilt (Einjahrsgruppen, 19—25 Jahre). Leider teilt VENN keine Einzelziffern für jedes der drei Kopfmasse mit, sondern berechnet den »Schädelinhalt«, d. h. das Produkt der mittleren Länge, Breite und Höhe des Kopfes. Der »Schädelinhalt« ist in Gruppe A, d. i. bei den erfolgreichsten Studenten, etwas grösser als bei den übrigen Gruppen, B und C. Bezüglich der Körperlänge und des Körpergewichts kann VENN keine Verschiedenheiten zwischen erfolgreichen und nichterfolgreichen Studenten nachweisen.

## ZUSAMMENFASSUNG.

Ich habe also feststellen können, dass die schwedischen Studenten, verglichen mit der Bevölkerung im allgemeinen, einen abweichenden anthropologischen Typus aufweisen. So beträgt, wie ich nachgewiesen habe, die Durchschnittskörperlänge der Studenten über 175 cm, d. h. 3 cm mehr als die durchschnittliche Körperlänge für das ganze Reich. Auch Jochbogenbreite, Schulterbreite, Kopflänge und Kopfbreite übersteigen den Reichsmittelwert nicht unbeträchtlich. Ich konnte für die Körperlänge und Jochbogenbreite durch Vergleich mit dem anthropologischen Material des Rassenbiologischen Instituts zeigen, dass die genannten Tatsachen nicht auf spezielle geographische Rekrutierungsverhältnisse der Studenten zurückgeführt werden können Dass dies auch bei den anderen Massen nicht in grösserem Umfang der Fall sein dürfte, ist auf Grund meiner Beobachtungen ebenfalls sehr wahrscheinlich. Um zu ermitteln, inwieweit soziale Auslese ein Erklärungsgrund für die abweichenden anthropologischen Verhältnisse der Studenten ist, habe ich letztere mit in bezug auf geographische und soziale Herstammung möglichst gleichwertigen Vergleichspersonen verglichen. Bezüglich der Körperlänge und mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit auch hinsichtlich der Schulterbreite habe ich feststellen können, dass die grösseren Masse der Studenten nicht in grösserem Umfang auf sozialer Auslese beruhen dürften, sondern

grösstenteils ihren speziellen Milieuverhältnissen zuzuschreiben sind. In bezug auf die Kopfmasse lässt sich dies nicht konstatieren. Hinsichtlich des Kephalindex, der keine grössere Variation zwischen den verschiedenen sozialen Schichten zeigt, konnte keine Verschiedenheit zwischen Studenten, Vergleichspersonen und dem Gesamtmaterial beobachtet werden.

Bei einem Vergleich zwischen Studenten aus höheren Gesellschaftsschichten und solchen, die aus tieferen Schichten stammen, sind wir bezüglich der Körperlänge und Schulterbreite zu Ergebnissen gelangt, welche bestätigen, dass die Milieufaktoren, bei diesen Massen diejenigen sind, welche in erster Linie den anthropologischen Sondertypus der Studenten bedingen. Die Ergebnisse hinsichtlich der drei Kopfmasse sind ein Indiz dafür, dass hier soziale Auslese mitspielt.

Schliesslich will ich darauf hinweisen, dass die mitgeteilten Resultate für schwedische Verhältnisse gelten, also für eine in bezug auf ihre Rasse besonders homogene Bevölkerung. Sie haben deshalb in gewissem Grade ein besonderes Lokalinteresse und dürfen nicht ohne weiteres dahin generalisiert werden, dass sie für alle Bevölkerungen gültig seien. Es ist wünschenswert, dass ähnliche Untersuchungen wie die vorliegende auch an rassisch heterogenen Bevölkerungen vorgenommen werden. Man würde dann vielleicht, ja sogar wahrscheinlich, zu anderen Ergebnissen gelangen.

## ZITIERTE LITERATUR.


1. AMMON, O. 1893. Die natürliche Auslese beim Menschen. Jena.
2. — 1899. Zur Anthropologie der Badener. Jena.
3. — 1900. Die Gesellschaftsordnung und ihre natürlichen Grundlagen. Jena.
4. BACKMAN, G. 1924 a. Die Körperlänge der Letten. Upsala läkarefören. förhandl. N. F. Bd XXIX, 1—2.
5. — 1924 b. Haarfarbe und Haarform der Letten. Ibidem.
6. BAYERTHAL, J. 1911. Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach den Beziehungen zwischen Hirngrösse und Intelligenz. Arch. f. Rassen- u. Ges.-Biol. 8. Jahrg.
7. BRYN, H. 1925. Anthropologia norwegica. I. Det Østenfjeldske Norges antropologi. Norske Vidensk. Akad. Skr. Oslo.
8. BUSCHAN, G. 1904. Kultur und Gehirn. Arch. f. Rassen- u. Ges.-Biol. 1. Jahrg.
9. DOLL, E. A. 1916. Anthropometry as an aid to mental diagnosis. Vineland, New Jersey.

10. EDIN, K. A. 1928. Diskussionsbeitrag. Förhandlingar vid nordiska statistikermötet i Stockholm den 27 och 28 sept. 1927. Stockholm.

11. GALTON, FR. 1888. Head growth in students at the university of Cambridge. Nature. Vol. XXXVIII, May 3.

12. -- 1890. Cambridge anthropometry. Nature. Vol. XLI, March 13.

13. GOULD, B. A. 1869. Investigations in the military anthropological statistics of American soldiers. New York.

14. GUDMUNDUR HANNESSON. 1925. Körpermasse und Körperproportionen der Isländer. Ein Beitrag zur Anthropologie Islands. Beilage z. Jahrb. d. Univ Islands. Reykjavik.

15. GUMPLOWICZ, L. 1902. Anthropologie und natürliche Auslese. Polit.-Anthrop. Revue. 1. Jahrg. 2. Heft.

16. HANSEN, S. 1907—11. Om Legemsvægt og Legemshøjde. Medd. om Danmarks Antrop. Bd. I.

17. HULTKRANTZ, J. V. 1927. Über die Zunahme der Körpergrösse in Schweden in den Jahren 1840—1926. Nova acta reg. soc. sc. ups. Vol. extra ord. edit. Upsala.

18. DE LAPOUGE, V. 1896. Les sélections sociales. Paris.

19. — 1899. L'Aryen et son rôle social. Paris.

20. LIVI, R. 1898. Antropologia militare. Rom.

21. LUNDBORG, H. 1913. Medizinisch-biologische Familienforschungen innerhalb eines 2232-köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden (Provinz Blekinge). Jena.

22. LUNDBORG, H.—LINDERS, F J. 1926. The racial characters of the Swedish nation. Anthropologia suecica MCMXXVI. Upsala.

23. MACKEPRANG, E. F. 1910. De Værnepligtiges Højde i Danmark. Medd. om Danmarks Antrop. Bd. I.

24. MARTIN, R. 1914. Lehrbuch der Anthropologie. 1. Aufl. Jena. (2. verm. Aufl. 1928 erschienen).

25. MATIEGKA, H. 1898. Ueber die Beziehungen zwischen Körperbeschaffenheit und geistiger Thätigkeit. Mitteilg. d. Anthropol. Gesellsch. in Wien. Bd XXVIII.

26. · 1902. Über das Hirngewicht, die Schädelkapacität und die Kopfform, sowie deren Beziehungen zur psychischen Thätigkeit des Menschen. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wissensch.

27. NICEFORO, A. 1910. Anthropologie der nichtbesitzenden Klassen. Leipzig & Amsterdam.

28. PFITZNER, W. 1902. Sozialanthropologische Studien. III. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd IV.

29. PLOETZ, A. 1923. Sozialanthropologie. In SCHWALBE-FISCHER: Anthropologie. Kultur d. Gegenw. Teil III, Abt. 5. Leipzig & Berlin.

30. ROTH-LUTRA, K. H. 1927. Ist der soziale Aufstieg mit anthropologischer Auslese verbunden? Arch. f. Soz. Hyg. u. Demogr. N. F. II. Bd.

31. RÖSE, C. 1905. Beiträge zur europäischen Rassenkunde. Arch. f. Rassen- u. Ges.-Biol. 2. Jahrg.

32. *Sveriges officiella statistik.* 1917. Folkräkningen den 31 december 1910. III. Folkmängdens fördelning efter yrken. Stockholm.

33. VENN, J. 1890. Cambridge anthropometry. Nature. Vol. XLI, March 13.

34. WAHLUND, S. 1928. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. Hereditas, Bd XI.

35. WEISSENBERG, S. 1911. Das Wachstum des Menschen nach Alter, Geschlecht und Rasse. Stud. u. Forsch. zur Menschen- u. Völkerkunde. VIII. Stuttgart.

36. WESTERGAARD, H. 1907—11. Undersøgelser om Legemshøjden i Danmark. Medd. om Danmarks Antrop. Bd I.

37. ZAHN, FR. 1909. Beruf und Berufstatistik. Handwörterb. d. Staatswiss. II. Bd.

# A GENETICAL INVESTIGATION IN SCOLOPENDRIUM VULGARE

BY *IRMA ANDERSSON-KOTTÖ*
JOHN INNES HORTICULTURAL INSTITUTION, MERTON, LONDON

## I. INTRODUCTION.

THE main characters used in systematic treatment of Ferns up to the time of publication of the »Synopsis Filicum» (HOOKER-BAKER 1868) were the following: — external characters of the vegetative system, venation of the leaves, form and position of the sorus, presence or absence of an indusium, outline and position of the indusium, details of the sporangium, and hairs and scales. Later PRANTL (1892) used anatomical and developmental features. This developmental method was employed by other authors, notably by GOEBEL, who by applying it to the sporangium divided the Ferns into two groups, the Leptosporangiatae and the Eusporangiatae (1881). GOEBEL also used the features of the gametophyte for comparison. Further, contributions to the knowledge of the anatomy were taken into account from the time of METTENIUS onwards.

When phyletic speculations began at the end of the last century the botanists of the time were justifiably concerned with ferns, as there is no other group of plants with so long, rich and consecutive a geological record which at the same time possesses so great a variety of living types. Especially the question arose as to which extreme type was to be considered as the more primitive and which the derived. The matter was first taken up by CAMPBELL (1890) who on comparative grounds considered the massive Eusporangiate ferns as the more primitive and the relatively delicate Leptosporangiates as derived from them. The palaeontological evidence soon showed that the great majority of the Palaeozoic ferns were Eusporangiate and that Leptosporangiates became frequent in later periods; the latter group being dominant at the present day.

The general seriation of the main families of the Filicales is now considered to be the reverse of that given by METTENIUS, the series beginning with the Ophioglossaceae as relatively primitive and ending with the Polypodiaceae as relatively advanced. Further great stress

has been laid as late as 1928 (BOWER I—III) on the fact that this sequence illustrates in quite a general sense a »progressive» evolution.

The systematists have been chiefly concerned with the grouping of the ferns into genera, species and varieties without any attempt to base their larger groupings upon relationship by descent (on comparative grounds) or even to indicate such relationship by the order of the arrangement they adopt. BOWER (1923—1928) however, tracing the Descent of Landliving Plants in his phyletic seriation also includes the larger groups and families of ferns. His speculations were partly made possible by new facts brought to light from living and fossil ferns in the present century and his comparative treatment is based on a very wide range of morphological and anatomical characters. Each one of these characters is considered comparatively in a large number of distinct instances. The scope and variation of each one is examined and extreme types recognised, these being held as relatively primitive or advanced. Further conclusions are drawn from geological records and to some extent from ontogenetic development. He is of the opinion that the conclusions, commonly running parallel and supporting one another, produce a cumulative effect and this may even help towards decisions involving further criteria. Thus by co-ordinated study of the whole series of criteria the web of evidence may be even more closely drawn. According to BOWER the result in favourable cases will often be a confident opinion as to the seriation of distinct but related forms, genera and even distinct species according to descent. As however we have known for a long time that similarity, whether phenotypical or genotypical, is no criterion for relationship, the chief and immediate value of works of this kind consists in the compilation of detailed accounts of important characteristics of ferns and their distribution in the different phyla, genera and species; it is for this reason that they are considered here.

The characteristics of Ferns used by BOWER (1923—28) as criteria of comparison with a view to phyletic seriation are as follows: —

(1) The external morphology of the shoot.
(2) The initial constitution of the plant-body as indicated by segmentation.
(3) The architecture and venation of the leaf.
(4) The vascular system of the shoot.
(5) The dermal appendages.
(6) The position and structure of the sorus.
(7) The indusial protections.

(8) The characters of the sporangium and the form and markings of the spores.
(9) The spore-output.
(10) The morphology of the prothallus.
(11) The position and structure of the sexual organs.
(12) The embryology of the sporophyte.

From the genetical point of view the III volume of BOWER's »Ferns» is of interest for its comparative treatment of the Leptosporangiate ferns, or in the older terminology the Polypodiaceae. This group contains the bulk of the present-day species: 114 genera and 4,527 species out of the 150 genera and 6,000 species of the entire Filicales (CHRISTENSEN). The Leptosporangiatae fall into 6 large groups, which BOWER regards as distinct phyletic lines of descent. Each centres round some large and well-known genus upon which its name has been based. BOWER however grants that: »They present a much more difficult problem to the morphologist who would attempt to group them along phyletic lines», and further, »the fact is that a natural or phyletic classification is becoming increasingly difficult and is of necessity complex. For it is not always sufficient to observe the physical characters presented; we also require to have some reasonable view of knowledge of how the characters of the individual observed were arrived at in its descent». This knowledge he attempts to obtain through his comparative method.

The analysis in respect of his 12 criteria of comparison has led him, as has been mentioned, to the recognition of states respectively primitive and advanced for each of them. For instance the progression from equal dichotomy to dichopodial, and finally to monopodial, branching; from protostely to vascular disintegration; from open to reticulate venation; from a marginal to a more superficial position of sporangia etc. — »all of these are essentially independent steps although they commonly march together. So usual is this that when a discrepancy occurs the attention is at once drawn to it. On the other hand, the discrepancies show that some degree of independence of the several criteria actually exists». Further, after giving some examples: »Such examples show that parallel progressions in respect of the several criteria though usual are not obligatory». The climax of phylogenetic speculation has evidently been passed and more cautious views are being expressed; see for example GOEBEL (1915—28) and SCOTT (1924). The danger of using the evidence from the fossil material in support

of phylogenetic theories is now admitted even by leading palaeobotanists.

The genus *Scolopendrium* SM. (=*Phyllitis* AD.) has usually been ranked with *Asplenium*, as for example in the system of DIELS (1902). BOWER on the other hand places the genus among the Blechnoid ferns, drawing support for his opinion from the characters of *Blechnum punctulatum* SW. var. *Krebsii* KUNZE. In the extended sense the genus includes four sections, the differences between them being largely of habit.

DIELS (1902) gives the following characters of the genus *Scolopendrium* (including *Antigramme* PRESL, *Camptosorus* LINK, *Phyllitis* SIEGESB., NEWM., *Schaffneria* FEE): — »Sori länglich, einseitig der fertilen Ader angeheftet, aber paarweise genähert. Indusium von der Gestalt des Sorus, die Indusien eines Paares gegeneinander sich öffnend. Sporen bilateral. — — — Blätter gebüschelt, ungeteilt, ganzrandig oder gelappt. Blattstiel ungegliedert. Leitbündel wie in *Asplenium*. Spreuschuppen »gegittert» wie bei *Asplenium*». The same author divides the genus into four sections, the characters for his section *Euscolopendrium* HOOK. being: — »Mittelrippe deutlich. Seitenandern frei. Blätter nicht caudat zugespitzt, nicht wurzelnd. 2 Arten in disjünkten Arealen auf der nördlichen Hemisphäre. A. Blätter zungenförmig, am Grunde herzförmig: *S. vulgare* SM. Rhizom aufrecht oder aufsteigend. B. Ziemlich kurzgestielt, Spreite 0,15–-0,6 M lang, zuweilen noch länger, 3—8 cm breit, fast lederig, etwas glänzend. Seitenadern am Ende verdickt. Feuchte schattige Felsen — —». — »Fossil wurde *Sc. vulgare* in diluvialen Süsswassertuffen Central-Europas gefunden». For the other species included in this section, *Sc. hemionitis* LAG., he says: — »Blätter am Grunde herzspiessförmig». — »Primärblätter von den späteren oft recht verschieden gestaltet, weniger gegliedert. Seitenadern am Ende nicht verdickt». The leaves are oblong-lanceolate, the veins more branched and the sori are shorter than in the *vulgare* type.

*Camptosorus* LINK is of interest as the side-veins are free or they may anastomose near the midrib but are free outwards. Sori usually in opposite pairs but more or less divaricate.

*Antigramme* has fronds with distinct midrib and veins anastomosing towards the edge.

In the section *Schaffneria* the costa is absent, the veins of the obovate or roundish leaves flabellate, in *Sc. nigripes* uniting towards the edge, in *Sc. Delavayi* free.

LUERSSEN (1889), dealing with the two species *vulgare* and *hemionitis*, gives the characters of the genus *Scolopendrium* SM. as follows: —

»Sori mehr oder weniger lang linienförmig, einander paarweise genähert: der eine Sorus auf dem vorderen Aste eines Secundärnerven sitzend, ihre lang gestreckten Schleier der freien Ränder einander zukehrend. Blätter einfach, länger oder kurzer gestielt, der nicht abgliedernde Blattstiel wie das Rhizom und meist auch die Unterseite der Mittelrippe mit gegitterten Spreuschuppen besetzt. Nerven typisch frei. Sporen bilateral».

For the species *Sc. vulgare* SM. he gives: »Blätter mit kurzerem oder langerem, mit braunen Spreuschuppen meist reichlich besetztem Stiele und aus herzförmigen Grunde länglich oder lineal-lanzettlicher (zungenförmiger) Spreite; *nervatio Taeniopteridis* mit kolbig verdickten Nervenenden. Sori meist lang linienförmig und bei kräftigster Ausbildung fast die ganze Breite zwischen Mittelrippe und Rand einnehmend».

HOOKER and BAKER (1868) include in their Tribe *Scolopendrieae* and genus *Scolopendrium* SM. 9 species. The characters of the tribe are given as follows: — »Sori as in *Asplenieae*, except that the involucres are arranged in pairs and open towards each other».

For the genus *Scolopendrium* SM., *Eu-Scolopendrium*: »Veins free or anastomosing only casually». For *Sc. vulgare* SM.: »Stem 4—8 inches in length, fibrillose below; frond 6—8 inches in length, $1^1/_2$—3 in breadth, ligulate-oblong, entire, the base cordate; texture subcoriaceous; veins in groups of 2—4, rarely anastomosing».

The occurrence of varieties is remarked upon by all the authors. HOOKER and BAKER say: »A very large number of curious varieties and monstrosities are in cultivation, of which the most remarkable has non-indusiate sori on the edge and upper surface of the frond and anastomosing venation». Such varieties or types are more fully described by LUERSSEN (1889), MOORE (1859), LOWE (1856—95) and others under various names, and correspond with some of those dealt with in the present paper. For the sake of clearness however special names have only been used here for some of the commoner varieties. The distinguishing characters of some of these varieties consist in various types of branching and venation, position and shape of the sorus etc., such characters having been regarded as among the most important in the classification and phylogenetic treatment of ferns. These varieties or types cannot therefore be regarded as »monstrosities».

The evolution of the new types in *Sc. vulgare* probably coincided with the »fern craze» of the latter half of the last century and the

beginning of the present, when the »natural» garden and extensive cold house culture flourished, especially in England. Natural finds were then taken into culture, and by intercrossing very big collections of different types arose, which were described and illustrated by several fern fanciers of those days. I have had the pleasure of inspecting some of the larger collections in England, some of which are now disappearing, and can testify to the immense polymorphy of the species. The abundance of wild plants which I have seen in woods and along lanes in Cornwall have all been of the *vulgare* Type, or in some places *vulgare* crested. In the woods the plants, often of immense size, varied slightly in width or shape of frond or showed a slight undulation of the lamina. This applies also to other localities.

Whether *Sc. vulgare* crosses with other species has not been ascertained. The only interspecific cross attempted by me, namely between *Sc. vulgare* and its varieties and *Sc. Delavayi*, reciprocally, was unsuccessful. It is of course possible that other species such as *Sc. hemionitis* may be more amenable; moreover it would be interesting to ascertain the origin of the single plant described by MILDE as *Sc. hybridum*, if similar plants still exist on the Islands of Quarnero. So far neither the Type nor any of the varieties suggests one species more than another as a probable ancestor, though many of the characteristics of the varieties, for example shape and position of sorus, venation, branching, shape of the frond, arrest of growth at certain points, may be paralleled in »closely related» species and also in others which are not considered to be »closely related». The remarkable fact is that types have arisen which are strikingly different from *Sc. vulgare in habit and depart from the specific or generic characters.* Thus the very extravagant type, to be described in family 1003 (fig. 26, Pl. V) with its entirely *new type of sorus and habit* would have been given the rank of a new genus by the systematists, and might, owing to the position of the sori along the *practically naked branched stem* have occupied an important place in phylogenetic speculation, had we not known of its origin. The characters are beyond doubt recessive to those of *vulgare* Type.

The extravagant type occurring in another family (36/25 t. 9) may also be mentioned as being unique in respect of form and position of the sori, no such folded back, double, pinna-like sori upon the edge of the frond ever having been met with in ferns before. (Pl. III, *B* and Fig. 22 *G*).

The genetical investigations referred to in the present paper were

undertaken (1) to throw some light, if possible, on the problem of the relation of genotype to phenotype in ferns, and (2) to find out how far the different meristems work independently of each other. (3) To discover what new types are possible from the recombination of Mendelian factors and (4) how far correlations in development limit the possibility of new phenotypical developments. (5) Moreover it was hoped that some light might be thrown on the systematic polymorphy and the origin of new characters.

The purpose being a preliminary survey, the experiments were put on as broad a basis as possible, as many characters as was practicable from the available material being included. The number of plants therefore in each family rather than the number of families has been limited.

## II. MATERIAL AND MODE OF CULTURE.

The original plants used in these experiments (reference numbers 1—25) were obtained mainly from the collection of the late Mr. H. STANSFIELD of Manchester. To obtain hybrids of known parentage it was found convenient to use the transparent culture medium which had previously shown itself to be suitable for the rearing of prothallia. Spores were therefore sown on a thin film of agar-agar with Knop's solution in Petri dishes under sterile conditions. Before the production of archegonia each single prothallium was transferred to a separate Petri dish. In order to ensure cross-fertilisation, when the archegonia were open the Petri dish was filled with Knop's solution and prothallia with antheridia of the proposed male parent were added. Twelve hours is usually long enough to effect fertilisation. The solution with male prothallia is then removed. The hybrid usually appears a week or two after, and when the root and cotyledon are well developed it is transferred to soil. The prothallium of *Scolopendrium vulgare* is at first either male or asexual. This stage is followed by a period of growth, after which archegonia appear at the usual place. When the archegonia are ready for fertilisation the antheridia are as a rule empty. This applies to the normal prothallium, regularly formed and more or less heart-shaped. If the prothallia are grown on beyond this stage new lobes or outgrowths will develop and become covered with antheridia; in order to secure self-fertilisation, therefore, prothallia may have to be kept for a considerable time. For the purpose of self-fertilisation of single gametophytes the prothallia are therefore best transferred to soil after they have been cultivated separately in dishes and have grown to

a considerable size. The pots must be covered with glass, and water must be given from above when the prothallia are ready for fertilisation. In the experiments of which an account is given in this paper only a few single gametophytes were self-fertilised, and these cases have been noted in the text. In all other instances the term »self-fertilisation» has been used as in genetical experiments upon angiosperms, i. e. the gametophytes from a single sporophyte have been allowed to fertilise *inter se*. When no cross is mentioned it may be understood that the plant in question has been selfed.

The sporophytes were grown in separate pots and raised in an intermediate glasshouse, part of them afterwards being kept in frames or planted out; all the plants of a family have been grown under uniform conditions.

## 1. DESCRIPTION OF ORIGINAL PARENT SPOROPHYTES USED IN THE EXPERIMENTS.

Each of the following varieties or types was represented by one plant. The fronds are always unbranched when not otherwise stated.

Ref. No.

1 *Scolopendrium vulgare* Type. Fronds broadly linear, entire, apex attenuate, base cordate (Fig. 1 *A*).

2 Var. *undulatum*. Similar to *vulgare* Type but fronds slightly shorter, undulated, erect and dark green; apex bifurcated (Fig. 5 *D*).

3 Var. *spirale*. Dwarf, fronds of *vulgare* Type shape but only about 8 cm. long, undulated and twisted towards the apex in the manner of a corkscrew (Fig. 3 *E*).

4 Var. *angustissimum*. Fronds very narrow, strap-shaped.

5 Var. *crispum fertile*. Fronds broader than in *vulgare* Type, lustrous green, margin frilled (Fig. 2 *B* in ANDERSSON 1927).

6 Var. *crispum muricatum*. Fronds coriaceous, base cordate, apex attenuate, upper surface with warty or weal-like rugosities, margin reflexed.

7 A sporophyte similar to var. *crispum muricatum* but with upper surface only slightly muricated.

8 Var. *crispum nanum*. Dwarf, fronds similar in shape and upper surface to var. *crispum muricatum*, but only 3—4 cm long.

9 A sporophyte with a discontinuous ridge on the under surface, and incised edge; base more or less cordate (like Fig. 6 *B*—*C* in the progeny).

10 Var. *muricatum marginatum*. Fronds narrower than *vulgare* Type, base truncate; under side of frond with a discontinuous fold or ridge; upper surface and margin spiny-rugose.

11 Var. *bi-marginatum*. Fronds very coriaceous, narrow in parts owing to the inequalities in growth of the upper and under surface. On the under surface a discontinuous longitudinal fold or ridge occurs in conjunction with irregular incisions of the edge, the upper surface of which is also rugose. The rugosity

Ref. No.

forms a second margin. Base cordate if the submarginal fold does not occur on this part (like Fig. 14 *G—I* in the progeny).

12 Var. *plumosum.* Fronds large, very broad, blunt at the apex, deeply lobed along the whole length of the lamina, the lobes imbricated, not protruding, fronds somewhat undulate, the edge crisped. Basal lobes enlarged, very broad (Fig. 2 *A*).

13 Var. *sagittatum projectum.* Fronds very large and broad; apex dichotomously divided, pointed; margin entire; along the middle and upper portion of the frond projecting side-lobes of unequal length. Basal lobes very long, dichotomously divided, each one with a distinct midrib and pointed apex (Fig. 2 *B*).

14 Var. *peraferum.* Lamina strap-shaped, short, broad; edge entire; base cordate. Apex with a hornlike protrusion of the costa and a more or less pocket- or wing-like formation of the lamina on the under side of the frond, (similar to Fig. 2 *C—D*).

15 Var. *cornutum.* Fronds coriaceous, rigid, occasionally broader towards the apex; lamina 5—8 cm. long with slightly truncate, flattened or cordate base and abrupt and rounded apex. Margin crenate, occasionally lobed. Costa not reaching the apex but projecting from the lamina below the apex on the upper side of the frond, forming a about 15 mm. long horn (similar to Fig. 10 *B—C*).

16 Var. *ramocristatum.* Fronds short, apex multifid with divisions more or less in one plane. Margin entire, base cordate (Fig. 3 *A—B*).

17 A sporophyte similar to var. *ramocristatum*, the terminal part more branched, the lobes slightly narrower.

18 Var. *ramomarginatum.* When young similar to var. *ramocristatum*, later a more or less distinct and discontinuous marginal fold is developed along the under surface and the edge of the frond becomes slightly and irregularly crenate. The whole lamina becomes narrower and the branched apical part is very much crested.




Fig. 1. *A*, *vulgare* Type. *B*, $F_1$ from var. *sagittatum projectum* × var. *ramomarginatum*, showing furcated apex in conjunction with long unbranched part of lamina.

19 A sporophyte with short, branched, crenate fronds of irregular shape (similar to Fig. 3 *C—D*).

20 Var. *crenatum multifidum.* Fronds short (though longer than the preceding branched varieties). The unbranched part is relatively long, the apex repeatedly branched, the lobes in one plane. Base truncate; margin crenate (Fig. 4 *B*).

21 A sporophyte with short thick coriaceous fronds; apex branched, the branches reflexed. Under surface with a continuous longitudinal ridge, up to which

Ref. No.

the edge is incised. The entire upper surface with weals which follow the direction of the veins (Fig. 4 *C*).

22 A sporophyte with short fronds and terminal branching. The unbranched part of fronds on old plants have a very narrow or scarcely any lamina. The




Fig. 2. *A*, spf ref. no. 12, var. *plumosum*. *B*, ref. no. 13, var. *sagittatum projectum*. *C*, upper side and *D*, under side of fronds of var. *peraferum*. *E*, type VIII in exp. 28. *F*, one of the first fronds of var. *peraferum*, showing apical pocket formation.

veins of the branched part are contracted towards each other, the entire upper surface as a consequence parallel furrowed or corrugated. Each lobe as well as the entire branched part is reflexed. Edge crenate; the under surface with a longitudinal fold (Fig. 4 *D—E*).

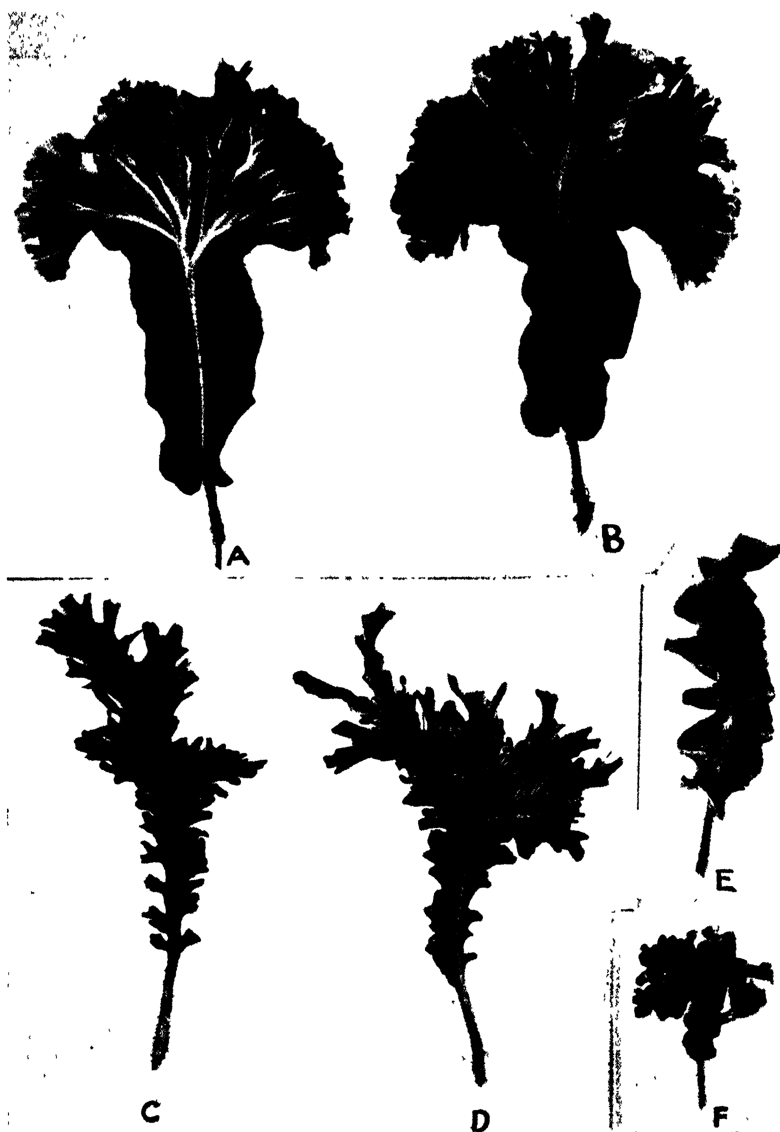



Fig. 3. *A*, under side, *B*, upper side of spf ref. no. 16, var. *ramocristatum*, showing »regular» branching. *C*, upper, and *D*, under side of frond of ref. no. 19, showing »irregular» branching. *E*, var. *spirale; F*, dwarf branched undulated type in exp. 11.

Ref. No.

23 A sporophyte with very short coriaceous branched fronds. Under surface with a well-developed broad fold, which protrudes along the edges of the frond. Together with this the crenate edges of the upper surface form a

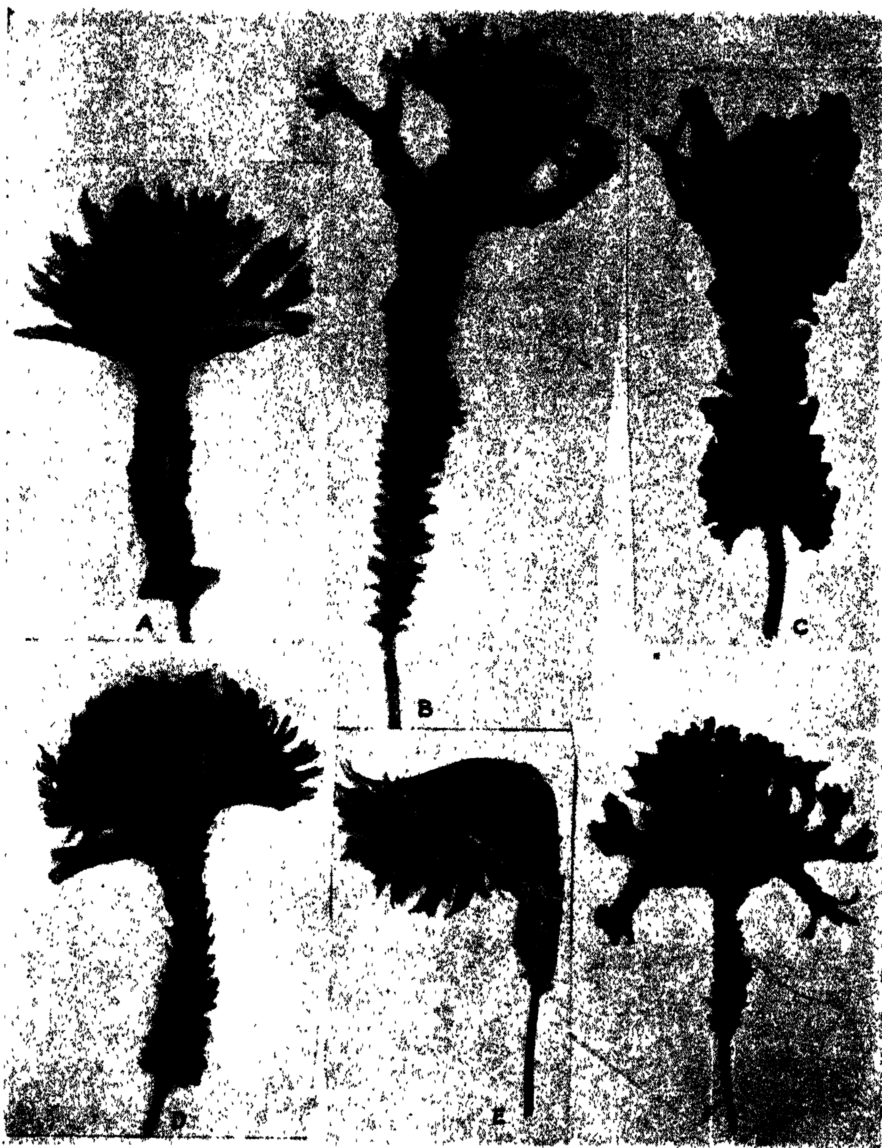



Fig. 4. *A*, under side of frond of spf ref. no. 25. *B*, upper side of frond of ref. no. 20. *C*, under side of ref. no. 21. *D*, upper side and *E*, side view of ref. no. 22. *F*, upper side of ref. no. 23.

continuous niche facing towards the upper surface. The transparent broad white membrane around the edge gives the young fronds a very peculiar appearance. The same applies to old fronds with their more or less con-

Ref. No.
tinuous dark band of sori which are situated along the fold and thus exposed towards the upper surface (Fig. 4 *F* and 19 *B*).

24 A sporophyte similar to var. *ramo-cristatum*.

25 A sporophyte with short regularly branched fronds, the under-surface with a slightly developed marginal fold (Fig. 4 *A*).

## 2. THE HOMOZYGOUS PARENT SPOROPHYTES.

Of the Parent sporophytes described above, some when selfed were found to be homozygous for all factors, i. e. *Sc. vulgare* Type, var. *spirale*, var. *angustissimum*, var. *crispum fertile*, var. *crispum muricatum*, var. *crispum nanum*, var. *plumosum*, var. *ramo-cristatum*, sporophyte no. 19, var. *crenatum multifidum*, and the sporophytes nos. 22 and 23.

## 3. $F_1$ BETWEEN THE HOMOZYGOTE P[1] SPOROPHYTES AND THE $F_2$ RAISED FROM SOME OF THEM.

*Experiment 1.* *P. vulgare* Type ♀ × the branched, crenate, non-muricate spf[1] ref. no. 19, ♂.
$F_1$ no. 180/24, similar to *vulgare* Type.
$F_2$ 180/25, 17 spfs[1] not branched, entire edge = *vulgare* Type:
11 not branched, lobed-crenate edge, dark green:
16 with short branched lamina and entire edge.
9 with short branched lamina and crenate edge like the ♂ parent.

*Exp. 2.* *P. vulgare* Type ♀ × var. *spirale*, ref. no. 3, ♂.
$F_1$ no. 45/24, *vulgare* Type:
$F_2$ 45/25. 42 spfs *vulgare* Type:
10 var. *spirale*.

*Exp. 3.* *P.* var. *spirale*, ref. no. 3, ♀ × *vulgare* Type ♂.
$F_1$ no. 300/24, *vulgare* Type:
$F_2$ 300/25, 40 spfs *vulgare* Type:
16 var. *spirale*.

*Exp. 4.* *P.* var. *crispum nanum*, ref. no. 8, ♀ × *vulgare* Type ♂.
$F_1$ no. 110/24, muricated *vulgare* Type, usual size.
$F_2$ 110/25, 51 spfs *vulgare* Type:
80 muricated, of the *vulgare* size:
9 dwarf, muricated, with *spirale* apex:
5 dwarf, spirale, not muricated.

*Exp. 5.* *P.* var. *crispum fertile*, ref. no. 5, ♀ × *vulgare* Type ♂.
$F_1$ no. 301/24, *vulgare* Type.
$F_2$ 301/25, 57 spfs of *vulgare* Type:
19 of *crispum fertile* Type.

[1] P stands for parent, spf stands for sporophyte, spfs stands for sporophytes.

*Exp.* 6. *P.* The branched spf ref. no. 22 ♀ × *vulgare* Type ♂.
$F_1$ no. 112/24, not branched, marginal fold on parts of the under surface, in conjunction with the submarginal fold irregularly incised edge. Upper surface slightly wealed or uneven.

*Exp.* 7. *P.* var. *crispum muricatum* ref. no. 6, ♀ × *vulgare* Type ♂.
$F_1$ no. 1/24, muricated *vulgare* Type (Fig. 15 *A*).
$F_2$ 1/25, 7 spfs like *crispum muricatum*:
33 similar to these but less muricated:
12 *vulgare* Type.

*Exp.* 8. *P.* var. *ramocristatum*, ref. no. 16, ♀ × var. *crispum nanum* ref. no. 8, ♂.
$F_1$ no. 98/24, muricated *vulgare* Type and size, not branched.

*Exp.* 9. *P.* var. *ramocristatum*, ref. no. 16, ♀ × var. *crispum muricatum*, ref. no. 6, ♂.
$F_1$ no. 99/24, fronds not branched, broader than ♂ *P*, edges not reflexed, muricated, suprasoriferous (Fig. 15 *C*).

*Exp.* 10. *P.* var. *ramocristatum*, ref. no. 16, ♀ × var. *angustissimum*, ref. no. 4, ♂.
$F_1$ no. 124/24, *vulgare* Type size and shape.

*Exp.* 11. *P.* var. *spirale*, ref. no. 3, ♀ × var. *ramocristatum*, ref. no. 16, ♂.
$F_1$ no. 302/24, *vulgare* Type.
$F_2$ 302/25, 67 spfs of *vulgare* Type and size:
25 like *spirale*:
20 like *ramocristatum*:
5 dwarf, undulated *ramocristatum* (Fig. 3 *F*).

*Exp.* 12. *P.* var. *crispum muricatum*, ref. no. 6, ♀ × var. *spirale*, ref. no. 3, ♂.
$F_1$ nos. 2/24, 3/24, 7/24 and 22/24: muricate, slightly undulate, normal size.
$F_2$ from 7/24 (Fig. 15 *B*), 7/25: 30 spfs muricated *vulgare* size and shape:
12 (not muricated) *vulgare* Type:
1 muricated, *spirale* size, fronds 8—10 cm long:
2 not muricated, *spirale* type, shorter than the proceeding:
1 dwarf *crispum muricatum*, fronds about 5 cm long.

*Exp.* 13. *P.* var. *crispum muricatum*, ref. no. 6, ♀ × the branched, non-muricate, crenate spf ref. no. 19, ♂.
$F_1$ no. 166/24, similar to var. *crispum muricatum* but less muricate.

*Exp.* 14. *P.* var. *crenatum multifidum*, ref. no. 20, ♀ × var. *crispum muricatum*, ref. no. 6, ♂.
$F_1$ nos. 42/24 and 118/24, not branched, entire edge, muricated.
$F_2$ 42/25, (from 42/24)
33 not branched:
11 branched.

Of the former
7 muricated, entire edge:
5 muricated, crenate edge:
5 not muricated, entire edge:
2 not muricated, crenate edge.
14 could not be scored with certainty.

Of the branched spfs
2 muricated, entire edge:
4 muricated, crenate edge:
4 not muricated, entire edge·
1 not muricated, crenate edge.

*Exp. 15.* *P.* var. *crispum nanum*, ref. no. 8, ♀ × var. *angustissimum*, ref. no. 4, ♂.
$F_1$ nos. 120/24 and 163/24, shape and size of frond similar to the var. *crispum muricatum*, sligthly muricate.

*Exp. 16.* *P.* var. *angustissimum*, ref. no. 4, ♀ × the branched crenate spf ref. no. 19, ♂.
$F_1$ no. 111/24, *vulgare* Type.

*Exp. 17.* *P.* var. *angustissimum*, ref. no. 4, ♀ × var. *spirale*, ref. no. 3, ♂.
$F_1$ nos. 125/24 and 126/24, *vulgare* Type with slightly undulated edge.

## 4. FAMILIES FROM HETEROZYGOTE P SPOROPHYTES.

(i. e. natural hybrids selfed and their progeny.)

*Exp. 18.* Var. *undulatum*, ref. no. 2, gave a family consisting of·
140 spfs like the *P*, with entire margin, more or less undulated and with furcated apex (Fig. 5 *D*).
72 with more or less undulated and shorter fronds, crenated margin and non-furcated, rounded apex.

The costa in the latter type does not reach the apex but branches terminally into primary veins or protrudes at the upper surface in the manner of var. *cornutum*. In this family also probably a factor influencing the length of the frond (Fig. 5 *E—F*).

Three of the entire edged undulate plants in this family were bred from, giving respectively 55 · 17, 32 : 15 and 23 : 7 plants of the two types.

*Exp. 19.* The spf ref. no. 9 with discontinuous submarginate fold gave rise to a family consisting of
27 plants with short fronds, the fold on the under surface present from the first leaf and so well developed as to form a transparent membrane standing away from the frond, the fronds contracted, the upper surface deeply corrugated (Fig. 6 *A*).
45 resembling the parent, i. e. the submarginate fold less developed, discontinuous, not present on the first frond. Lamina slightly contracted and edge serrated at the places where the fold appears (Fig. 6 *B—C*).
33 without submarginate fold, like *vulgare* Type. Two plants of the last category were again bred from and gave respectively 54 and 28 plants, all *vulgare* like. Further, a plant of the first category gave 13 plants like itself. Three heterozygote plants like the parent (ref. no. 9) gave respectively of the three categories 9 : 24 : 10, 9 : 30 : 8 and 6 : 20 : 8 (Fig. 6 *D*).

*Exp. 20.* The muricated spf ref. no. 7 gave of the following types:

| | | | |
|---|---|---|---|
| type | I | unbranched, muricated (heterozygous type for murication) like the parent | 5 plants |
| » | I a | as type I but undulated | 2 » |




Fig. 5. *A*, upper, *B*, under and *C*, side view of the dwarf, horned, entire type in family 20/25, exp. 32. *D—F*, the two types in exp. 18; *D*, the entire type, like the parent; *E* and *F*, crenated fronds of the other type.

| | | | |
|---|---|---|---|
| type | I | or I a | 2 plants |
| » | I | but apex furcated | 1 plant |
| » | II | unbranched, strongly muricated (homozygous murication) | 2 plants |
| » | II a | as type II but undulated | 1 plant |
| » | III | vulgare type | 4 plants |
| » | III a | as III but undulated | 3 » |
| » | IV | branched, relatively long unbranched part, murication corresponding to type I | 2 » |
| » | V | as type IV but murication corresponding to type II | 6 » |
| » | V a | as V but undulated | 1 plant |
| » | V b | as V but shorter unbranched part | 2 plants |
| » | VI | branched with relatively long undulated part, not muricated | 7 » |
| » | VI a | (= VIII) as VI but undulated | 1 plant |
| | | The same as type VI but shorter unbranched part | 2 plants |
| » | X | branched, drooping, muricated | 2 » |

The two plants type I or I a were bred from and gave respectively

| | | | |
|---|---|---|---|
| a) type | I and II | 40 plants, some with slightly furcated apex: |
| » | III | 10 plants. type III furcated 5 plants: |
| » | IV and V | 33, some reflexed, some with shorter unbranched part: |
| » | VI | 18, branched part reflexed. |
| b) » | I —II | 76 plants: |
| » | I a—II a | 13 » |
| » | III | 29 » |
| » | III a | 6 » |
| » | IV and V | 43 » |
| » | VI | 11 » |

and 4 furcated non-branched of uncertain type: I, II, IV or V.

One plant of type III was bred from and gave:

| | | |
|---|---|---|
| type | III | 66 plants |
| » | VI | 16 » |

also one plant intermediate between III and VI.

One plant of type VI a gave:

105 plants all type VI a, i. e. branched, non-muricate, undulate.

One plant of type IV gave:

53 muricated and 16 non-muricated. Of the former, some have a slight, others a more developed submarginate fold and reflexed branched part. Of the latter, 11 plants were of type II and 5 similar to these but with narrower lamina and partly submarginate fold. All the plants in this family had a short unbranched part and were sometimes suprasoriferous.

One plant of type V a gave:

107 plants all of type V a.

*Exp. 21.* The family originating from the spf ref. no. 25 consisted of 92 plants, all regularly branched as the parent. 11 of these had the submarginate fold specially well developed, 75 were more or less like the parent in this respect but the time in the development of the plant where the peculiarity

first appeared varied, as well as the extension of the fold on the under surface (correlated with the crenation of the margin).

*Exp. 22.* Spf ref. no. 21 gave a family consisting of 56 plants, all branched and with surface like the parent. 35 of these had a narrower lamina, with submarginate fold well developed from the first leaf; 21 plants had only later developed fronds with submarginate fold, the fold being less developed than in the former plants. All plants wealed on the upper surface.

*Exp. 23.* The ramocristate, entire edged spf ref. no. 24 gave 61 spfs like the parent and 21 spfs more irregularly branched and with crenate edge. One spf of the latter recessive type was bred from and proved to be homozygous. 12 prothallia from the *P* sporophyte were isolated, each one in a separate pot, and self-fertilised. 6 of them gave spfs of the parent type and 6 gave the crenated edged type. They thus prove the gametic ratio in this family to be 1 : 1 as expected.

*Exp. 24.* The spf ref. no. 17, similar to no. 16, var. *ramocristatum*, gave a family consisting of branched types only.

| | | |
|---|---|---|
| type | I like the *P*, entire edge, (Fig. 7 *D—E*) | 38 plants |
| » | II, similar to type I but with very short unbranched part, and of type II a and b, with lamina of the unbranched part absent or with lamina practically absent on the primary and secondary branches also (the branched part of smaller size than in the other types and »mossy») (Fig. 7 *A—C*), together | 14 » |
| » | III with crenated edge, length of unbranched part as in type I; of type III a, like type III but unbranched part of frond very short or reduced, corresponding to type II—II b (Fig. 7 *E*) together | 20 » |

Those spfs in this family which were bred from gave only branched plants, as follows:

One of the type I plants gave:

| | | |
|---|---|---|
| type | I | 14 plants |
| » | II, II a, II b | 13 » |
| » | III, III a | 19 » |

37 plants were further sectorial, parts of each frond being entire-edged, part crenate (Fig. 7).

Another type I plant of the same family gave:

| | | |
|---|---|---|
| type | I, not sectorial, | 21 plants |
| » | II—II b | 9 » |
| » | III | 30 » |
| » | III a (more or less) | 3 » |

with a further 33 sectorial plants.

One spf of type II gave of type III, more or less regularly branched and of a similar type but without or with very short unbranched part — together 27 plants. Further 77 plants among which every gradation and recombination of several characters could be found, a classification being impossible, especially as many were sectorial. The characters involved were entire edge-crenate edge, different length or absence of lamina on the unbranched parts of the frond, the branched part with divisions in




Fig. 6. Under surface of the types in exp. 19, illustrating submarginal fold and incised edge. *B* and *C* similar to the parent, ref. no. 9.

one plane or forming a dense head, degrees of branching and development of lamina on the branched part.

The only spf of type III which was bred from was evidently a homozygote, as it gave 90 plants all of type III.

*Exp.* 25. The var. *ramomarginatum*, ref. no. 18, was heterozygotic for submarginate fold. The plants in the progeny began to develop the fold (in conjunction with narrowing of the lamina) at different times during their ontogeny.

*Exp.* 26. The var. *muricatum marginatum*, ref. no. 10, gave a family of 49 unbranched and 18 branched plants. Of the former 33 were muricate with submarginate fold, 9 muricate without submarginate fold, 7 not muricate, with submarginate fold and 1 not muricate and without submarginate fold. Of the latter 7 were muricate with the fold, 3 muricate without, 2 non-muricate with fold and 6 non-muricate and without the submarginal fold. (Some of these latter will probably develop the fold at a later stage).

*Exp.* 27. The var. *bimarginatum*, ref. no. 11, gave a family consisting of 48 unbranched and 37 branched plants. Of the former 31 had the submarginate fold and 17 were without (though some of them might have developed it later). Of the latter 27 possessed the fold and 10 were without.

17 of the unbranched plants with submarginate fold were like the *P* and 17 of the branched corresponded to them. The non-branched form without fold corresponds to the *vulgare* Type and the branched to var. *ramocristatum*.

The development of the submarginate fold was correlated with serrated margin and rugosity of the upper side of the frond, but no plants were recorded without submarginate fold at the same time possessing a muricated ridge along the upper surface as seen in family 36/25 type 5 (Fig. 14 *E—F*).

*Exp.* 28. The *P* sporophyte of the family no. 1002 belonged to the var. *peraferum*, ref. no. 14 (see Fig. 2 *C—D*), and was heterozygotic for several factors. The plants in the progeny (fam. 1002) were put into eight easily distinguished groups or »types», as follows:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 105 | plants of type | I | unbranched, | entire edge, horned apex (= var. *peraferum*) (Fig. 2 *C—D*) |
| 31 | » » » | II | » | crenated, horned apex (Fig. 8 *A*) |
| 40 | » » » | III | » | entire edge, acute (not horned) apex = *vulgare* Type (Fig. 8 *B*) |
| 31 | » » » | IV | » | crenated edge, acute apex (= var. *polyshides*) (Fig. 9 *A—B*) |
| 21 | » » | X | branched, | entire edge, horned apices (Fig. 8 *C—G*) |
| 9 | » » » | XI | » | crenated edge, horned apices (Fig. 9 *C—D*) |
| 33 | » » » | V | » | entire edge, acute, not horned apices (Fig. 9 *E*) |
| 7 | » » » | VI | » | crenated edge, acute, not horned apices (Fig. 9 *F*). |

Notes were also made of certain other interesting characters in this family, which are referred to below.

Additional numbers were obtained in the next generation, in the families derived from individual sporophytes ($1002^{16}$, $1002^{32}$ etc.) of this

family, and are set out in table 1, where some types have been counted together for the sake of clarity. Thus type III a is a type III but with



Fig. 7. *A—F.* Some types from exp. 24, showing various types of branching. *G—L*, sectorials in the same family.

furcated apex (Fig. 8 *H*); type IV a is of type IV but with furcated apex (Fig. 9 *G*); type VII is like type I but with horn-pocket formation also on

the basal lobes (Fig. 8 *I*); type VIII is like type I but with the two halves of the lamina at the apex drawn out, the rachis being divided into two parts at the apex, each part bordering the acute terminal lobe of the lamina on either side of the rachis (Fig. 2 *E*). The result is a wing-like structure. Part of the mid-vein protrudes in the horn-like fashion and occasionally veinlets also protrude along the upper edge of the wing. Type IX is like type VIII but has pocket formation also on the basal lobes. Type X a is constricted.

TABLE 1. *Showing Distribution of Spfs in fams derived from spfs in fam. 1002.*

| Ref. No. and Type of Parent Sporophyte | Types I, VII, VIII, IX | Type II | Types III, III a | Types IV, IV a | Type X | Type XI | Type V | Type VI | Types III or I |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $1002^{41}$ Type I ... | 38 | — | 18 | — | 15 | — | 13 | — | 5 |
| $1002^{128}$ Type VII | 39 | 16 | 21[1] | 6[1] | 8 | 3 | 8 | 3 | — |
| $1002^{16}$ Type VII | 36 | 5 | 18[1] | 8 | 9 | 5 | 11 | 1 | — |
| $1002^{40}$ Type VII | 21 | — | 51[1] | — | 6 | — | 17 | — | 4 |
| $1002^{48}$ Type I (but long broad fronds) ......... | 24 | 14 | 41[1] | 7[1] | — | — | — | — | — |
| $1002^{68}$ Type I—III ............. | 22 | 7 | 16 | 4 | - | — | ?1 | - | — |
| $1002^{82}$ Type I—III .............. | 36 | 13 | 18 | 7 | 2 | — | 3 | 1 | 3 |
| $1002^{56}$ Type III a | - | — | 37[1] | 10 | - | — | — | | — |
| $1002^{83}$ Type IV a | — | — | — | 99 | — | — | — | — | — |
| $1002^{92}$ Type IV or IV a ......... | - | — | — | 48 | — | | — | | - |
| $1002^{101}$ Type X... | — | — | — | — | 122 | 32 | 71 | 35 | — |
| $1002^{109}$ Type X... | - | — | | — | 110 | 37 | 77 | 27 | - |
| $1002^{103}$ Type V... | — | — | — | — | — | — | 157 | - | — |
| $1002^{113}$ Type V... | — | — | - | — | — | — | 193 | — | — |

The family derived from the type I plant $1002^{41}$ consisted of:

type I, 25 plants, including one with specially long lamina;

type VIII, 1 plant;

type VII, 11 plants and one with type VIII apical part;

type III or III a, 18 plants further 5 plants similar but fronds with more or less developed horn-pocket apex;

type X, 14 plants further 1 plant similar but with acute basal lobes and the middle portion of frond (the part above the basal lobes) constricted.

type V, 11 plants with very slight marginal ridge at the back of the

Some or all with projecting side lobes.



Fig. 8. Types from exp. 28 (fam. 1002) showing mode of branching, apical and basal retardation in growth (horn-pocket), development of edge etc. (see also fig. 9).

middle part of the frond. Further two plants with specially narrow middle part and marginal fold at the same place.

The family derived from the type VII plant $1002^{128}$ consisted of: — type I, 2 plants;

type VII, 33 plants; a) a further plant similar but with several small pockets-hoins along the margin of the upper part of the frond; b) one plant with basal lobes acute; c) two plants like (a) but with some fronds having drawn out basal lobes instead of horned. The fronds have a clearly horned apex, but are longer than type VII and with some projecting side lobes towards the apical parts (Fig. 8 *K*);

type II, 16 plants;

type III a, 21 plants, all probably with more or less projecting side lobes (see Fig. 8 *M*—*N*). This is correlated with development of a slight discontinuous marginal fold in 14 of the 21 plants, which plants also have projecting pointed basal lobes, (Fig. 8 *O*);

type IV a, 5 plants with projecting side lobes (Fig. 9 *H*—*I*). 1 plant with discontinuous marginal fold slightly developed;

type X, 7 plants, with basal lobes projecting and slight marginal fold under middle portion of frond. Further 1 plant with pockets on the basal lobes;

type XI, 3 plants;

type V, 8 plants. Of these 1 plant with unusually long middle portion of frond and cordate base; 1 plant with slight marginal fold along the entire under side and slight pointed basal lobes; 1 plant with slight marginal fold on the middle portion and at the apex;

type VI, 3 plants.

The family derived from the type VII plant $1002^{16}$ consisted of: —

type VII, 24 plants and 2 plants similar but with projecting side lobes and horn-pockets at the upper portion of the middle part of the frond (similar to Fig. 8 *L*);

type VIII, 2 plants; type IX, 8 plants; type II, 5 plants;

type III a, 11 plants with cordate base and projecting side lobes, 1 plant with projecting pointed basal lobes, 4 plants with less developed projecting pointed basal lobes;

type III a or V, 1 plant with furcated projecting basal lobes, the apex of the frond branched, the middle part occasionally with slight projecting side lobes (Fig. 8 *P*), 1 plant with one or both basal lobes projecting, the apex of some fronds branched, of others with formation of several pockets;

type III a or I, 1 plant with some fronds long and furcated, others with typical (type I) terminal pocket-horn;

type IV a, 3 plants;

type IV, 5 plants including 3 plants with slight terminal pocket formation;

type X, 9 plants, including 5 with contracted branches (see Fig. 8 *E*—*G* for contraction of branches) and 7 without. Of the former 4 plants had broad cordate basal part (like type VII) with side pockets, the middle portion of the frond narrow with slight marginal fold. 1 plant had no side pockets. Of the latter: — 1 plant had horns scarcely developed, broad basal part, no side pockets and narrow middle part; 1 plant with well developed pockets-horns and less broad basal part; 2 plants with cordate base, some fronds contracted, others not, pockets-horns well developed;

type XI, 5 plants, including 2 plants with branches contracted (similar to some plants of type X) the result being a furcated or more or less wing like apex;

type V, 11 plants;

type VI, 1 plant.

The family derived from the type VII plant $1002^{40}$ consisted of: —

type I, 11 plants. Further 1 plant type I but with pocket formation along the upper and middle portion of the frond but not on the basal part;

type VII, 9 plants;

type I or III a, 4 plants;

type III a, 51 plants occasionally with slightly developed side projections or a discontinuous margin at the upper part of the middle portion of the frond, forming small pockets;

type X, 6 plants including 4 with cordate base and 2 with broad pointed basal lobes. 4 plants have less developed horn-pockets, the other two with contracted apical parts;

type V, 17 plants including 10 with more or less contracted middle part and slight marginal fold at the same place, 2 plants with well constricted middle part and pronounced basal lobes (Fig. 9 *K*—*M*), 2 plants with pointed basal lobes and middle part of frond unconstricted.

The family derived from $1002^{48}$, a sporophyte of type I but with uncommonly long and broad fronds, consisted of: —

type I, 3 plants; type VII, 21 plants; type II, 14 plants; type III, 1 plant; type III a, 35 plants, the basal lobes sometimes somewhat developed, projecting. Further 4 plants type III a but with projecting side lobes and one similar to these with projecting basal lobes. The basal lobes in type III a of this family are so variable as to make a classification impossible;

type IV a, 7 plants, probably all with projecting side lobes.

The family derived from $1002^{63}$, a sporophyte with type I or type III fronds, or with type III fronds with pocket-horn formation at the apex, consisted of: —

type I, 21 plants; type VII, 1 plant; type II, 7 plants; type III, 16 plants; type IV, 4 plants; type V or III a, 1 plant.

The family derived from spf $1002^{32}$ a similar spf to $1002^{63}$ consisted of: —

type I, 36 plants, including: 1 type VIII, 10 with a slight marginal fold, 1 with long fronds;

type I or III, 2 plants, and 1 type I or III but with a slight marginal fold towards the apical part;

type II, 13 plants;

type III a, 14 plants with slight margin at the sori;

type III—III a, 4 plants;

type IV—IV a, 7 plants;

type X, 2 plants with long basal-middle part;

type III or V, 3 plants similar to type V but with long basal-middle part;

type VI, 1 plant.

No plants in this family with projecting side and basal lobes or side pockets on basal lobes.

The family derived from the type III a plant, 1002[56], consisted of: —



Fig. 9. Further types from exp. 28 (fam. 1002).

type III a, 34 plants, some of which had projecting side lobes;
type III, 3 plants, which subsequently may have become furcated;
type IV or IV a, 10 plants.

Both the type 4 a plants, $1002^{83}$ and $1002^{92}$ gave families consisting entirely of type 4 a plants, the numbers being respectively 99 and 48.

The family derived from the type X plant $1002^{101}$ consisted of: —

type X, 122 plants, including 108 plants with constricted middle part (type X a); of these 68 were without specially projecting basal lobes and

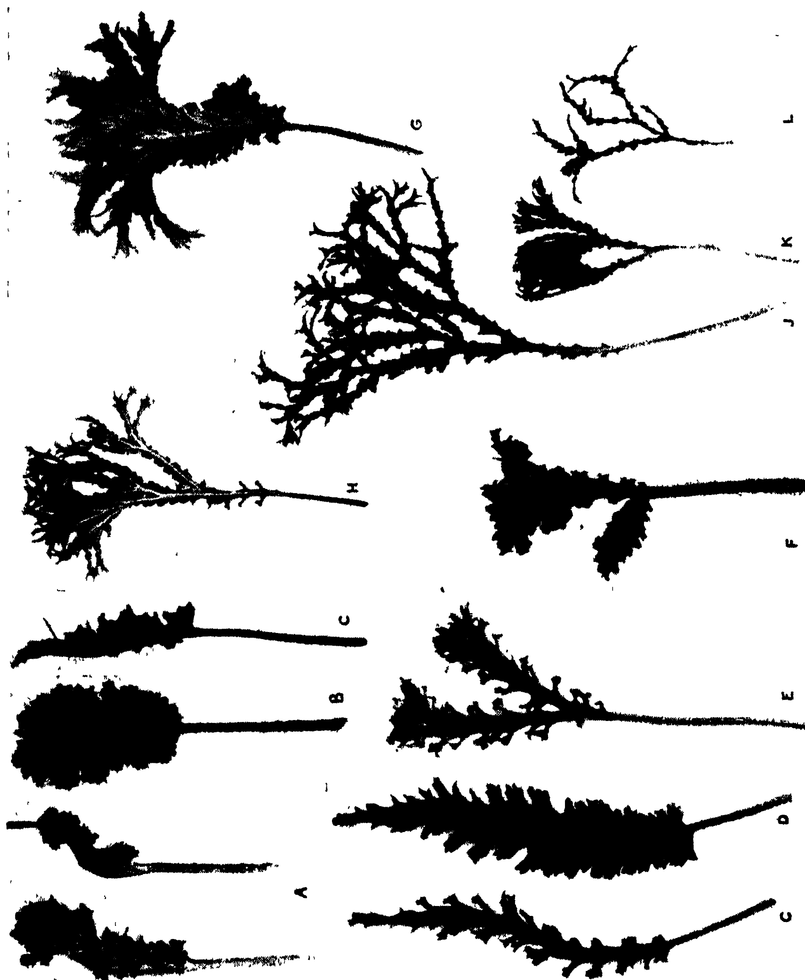


Fig. 10. Types in exp. 29 (fam. 1003) showing apical arrest of growth, horn, branching, width of lamina etc.

side pockets and 40 with a tendency to develop basal lobes or side pockets on some fronds. The rest (14 plants) had occasionally fronds of type V. Occasional trace of marginal fold.

type XI, 32 plants, including 7 with less branched apex (corresponding to type X a). No marginal fold;

type V, 71 plants including 37 with projecting basal lobes, the rest

without or with less developed projecting basal lobes. The branched part is occasionally constricted as in type X a. Some plants with a disrupted marginal fold on the middle part or along the entire unbranched part, others lack the marginal fold or the character is only slightly developed on some fronds;

type VI, 35 plants without constriction or marginal fold.

The family derived from another type X sporophyte, $1002^{109}$, consisted of: —

type X, 110 plants. Of these 45 were typical, without side pockets or basal projecting lobes or constriction. 49 were similar to these but were constricted (type X a) and 13 possessed projecting basal lobes with pockets, the middle part being constricted, one of these being extreme with

TABLE 2. *Showing Distribution of Types of Spfs in fam. 1003 and in fams derived from spfs in the same fam.*

| No. and description of *P* sporophyte | Families consisting of: | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Horned, unbranched | | Hornless, unbranched | | Horned, branched | | Hornless, branched | |
| | Broad Type V | Narrow Type I | Broad Type II | Narrow Type VI | Broad Type III | Narrow Type VII | Broad Type IV | Narrow Type VIII |
| Original *P* ref. no. 15, Type I or V | 72[1] | | 44[2] | | 20[3] | | 23[4] | |
| Desc. plant no. | | | | | | | | |
| $1003^{32}$, Type V ... | 46 | | 10 | | 8 | | 6 | |
| $1003^{44}$, Type V ...... | 18 | | 6 | | 6 | | 3 | |
| $1003^{85}$, Type I ...... | — | 21 | – | 9 | — | — | — | -- |
| $1003^{58}$, Type II ...... | | | 84 | | | | 19 | |
| $1003^{20}$, Type II or VI .................... | | | | 31 | | | | 11 |
| $1003^{42}$, Type VI ... | | | | 27 | | | | 18 |
| $1003^{9}$, Type VII ... | | | | | | 24 | | 17 |
| $1003^{80}$, Type VII or III .................... | | | | | 43[3] | | 14[4] | |
| $1003^{168}$, Type VII or III .................... | | | | | 22[3] | | 12[4] | |
| $1003^{104}$, Type VIII | | | | | | | | 64 |

[1] including both Type V and Type I.
[2] » » » II » » VI.
[3] » » » III » » VII.
[4] » » » IV » » VIII.

pocket formation along the entire lamina. 2 plants had projecting basal lobes but no side pockets or constriction and 1 plant had projecting basal lobes with pockets, but no constriction;

type XI, 37 plants;

type V, 77 plants including 8 with projecting basal lobes and the rest without;

type VI, 27 plants.

The two plants of type V, $1002^{103}$ and $1002^{113}$ which were bred from both gave only type V plants, the numbers being respectively 157 and 193 plants.

*Exp. 29.* The original horned, crenated spf ref. no. 15, the var. *cornutum* (similar to Fig. 10 *B*—*C*) was a heterozygote and gave a family, no. 1003, the plants of which could be put into eight groups or types, all with crenated or variously lobed edge. The characters are: —

Horned, not branched in types V (Fig. 10 *B*—*C*) and I (Fig. 10 *A*).
Not horned, not branched in types II (Fig. 10 *D*) and VI (Fig. 10 *C*).
Horned, branched in types III (Fig. 10 *F*) and VII (Fig. 10 *E*).
Not horned, branched in types IV (Fig. 10 *G*) and VIII (Fig. 10 *H*—*L*).

Types V, II, III and IV are broader and with a less thick and sinuate lamina than the rest. The number of plants belonging to the different types in the family 1003 and in the families from the individual spfs (i. e. $1003^{32}$—$1003^{164}$) in this family are set out in Table 2.

The factor or factors influencing the development of the edge (crenation) and the *accompanying development*, i. e. reduction of the lamina, position of sorus etc. were very difficult to determine owing to intermediates. This was especially the case in family 1003 and in the families derived from spf no. $1000^{30}$, $1003^{163}$ and $1003^{164}$ — all the plants in these families were therefore lumped together in the table.

## 5. FAMILIES DERIVED FROM CROSSES WITH THE HETEROZYGOTE P SPOROPHYTES.

*Exp. 30.* Var. *peraferum*, ref. no. 14, ♀ (heterozygote) × *vulgare* Type, ref. no. 1, ♂.

$F_1$ 5 spfs *vulgare* Type, 15/24, 16/24, 18/24, 20/24 and 94/24.

2 spfs like ♀ parent, 18/24 and 19/24.

$F_2$ 16/24 gave family 16/25, consisting of:

36 unbranched and 10 branched plants, all without pocket-horn. Of the former: a) 26 *vulgare* Type; b) [1] 4 similar but apex furcated, projecting side lobes and basal lobes enlarged, projecting, pointed; c) similar to (b) but no projecting basal lobes; d) 5 with serrated lobed edge (type IV of 1002). Of the latter, i. e. branched, forms 6 had entire edge (see type V of 1002) and 4 had crenated lobed edge (see type VI of 1002).

19/24 gave family 19/25 consisting of:

22 plants like ♀ *P*, unbranched, with apical horn-pocket; 13 plants

[1] See type 3 a of 1002.



Fig. 11. *A—J*, types in exp. 34 (fam. 50/25). *L—S*, types in exp. 35 (fam. 104/25).




Fig. 12. *A—M*, types in exp. 36 (fam. 44/25). *K—M*, 3 sectorial plants. Further types in fig. 13.

*vulgare* Type, like ♂ *P*; 4 plants branched with horns-pockets and 2 plants branched without horns-pockets.

*Exp. 31.* *P* var. *peraferum*, ref. no. 14, ♀ × var. *ramocristatum*, ref. no. 16, ♂.
$F_1$ Spfs 13/24 and 14/24 like ♂ *P*.
Spf 17/24 like var. *peraferum*.
$F_2$ 17/24 gave family 17/25:
25 plants unbranched, horned like var. *peraferum*
9 » » *vulgare* Type
5 » branched, with pockets-horns (like type X of 1002)
5 » » without pockets-horns like var. *ramocristatum*.

*Exp. 32.* *P* var. *peraferum*, ref. no. 14, ♀ × var. *spirale*, ref. no. 3, ♂.
$F_1$ 20/24, like var. *peraferum*.
$F_2$ 20/25 gave the following family:
a) 11 plants horned like var. *peraferum*
b) 3 » » » dwarf var. *peraferum* lamina undulate (Fig. 5 *A*—*C*)
c) 3 » » » var. *cornutum*
d) 1 » » » dwarf var. *cornutum*
e) 8 » hornless, *vulgare* Type
f) 1 plant » like var. *spirale* (dwarfer than *vulgare* Type)
g) 1 » » edge crenated like (c) and (d).

*Exp. 33.* *P* var. *cornutum*, ref. no. 15, ♀ × var. *ramocristatum*, ref. no. 16, ♂.
$F_1$ 90/24, 1 sporophyte, branched, entire edge, cornute, like 1002 type X.
$F_2$ 90/25, 21 cornute, entire edged; 11 cornute, crenate, serrate; 10 non-cornute, entire edged; 3 non-cornute, crenate. All branched.

*Exp. 34.* *P* *vulgare* Type ♀ × var. *ramomarginatum*, ref. no. 18, ♂.
$F_1$ 4 spfs nos. 47/24 and 48/24 like ♀ *P* spf; nos. 49/24 and 50/24 like ♀ *P* but apex slightly furcated and very slight indication of a discontinuous submarginate fold.
$F_2$ from 47/24, 47/25, consisted of 12 *vulgare* Type plants, 3 or 4 of which had slight discontinuous submarginate fold at the side of the sori; 6 plants like ♂ *P*;
» from 50/24, 50/25 consisted of: 9 *vulgare* Type plants, fronds long, no submarginate fold, apex scarcely furcated, or furcated, or branched (Fig. 11 *E*); 5 similar to these but apex branched and fronds short (Fig. 11 *I*); 11 plants with long furcated fronds and discontinuous submarginal fold (Fig. 11 *C*—*D*); 19 plants with long, deeply furcated, narrow, thick fronds with continuous submarginate fold (Fig. 11 *A*—*B*); 5 plants with branched, thick, short fronds with marginate fold (Fig. 11 *G*—*H*). The family requires further investigation.

*Exp. 35.* *P.* Var. *sagittatum projectum*, ref. no. 13, ♀ × var. *ramomarginatum*, ref. no. 18, ♂.
$F_1$ Spfs 73/24—89/24 and 104/24, all *vulgare* Type but apex furcated and occasionally a slight submarginate discontinuous fold.
$F_2$ Spf 104/24 gave family 104/25 (see Fig. 11 *L*—*S*) consisting of:
type I 2 plants, more or less like var. *sagittatum projectum*, apex furcated (Fig. 11 *K*).

type II 1 plant, size like var. *sagittatum projectum*, with projecting side lobes and deeply furcated apex, partly a submarginate fold (Fig. 11 *L*).

» III 7 plants, branched, like var. *ramomarginatum*, with lamina immediately under the branched part contracted through the submarginate fold there occurring (Fig. 11 *M*).

» IV 3 » , longer fronds than type III with similarly placed submarginate fold and apex furcated like type II (Fig. 11 *N*).

» V 4 » , fronds of *vulgare* Type length, not or only slightly furcated, partly submarginate fold (Fig. 11 *O*).

» VI 6 » , *vulgare* Type, apex occasionally with indications of furcation (Fig. 11 *P*).

» VIII 2 » , similar to type IV but without the submarginal fold (Fig. 11 *S*).

» VII 2 » , similar to type 8 but fronds shorter (corresponding in length to type III) and branched (Fig. 11 *R*).

No plant except type I with decidedly projecting basal lobes.

*Exp. 36.* *P.* Var. *sagittatum projectum*, ref. no. 13, ♀ × var. *crenatum multifidum*, ref. no. 20, ♂.

$F_1$ 44/24, broad fronded *vulgare* Type.

$F_2$ 44/25, for types see Fig. 12.

type 1 7 plants, *vulgare* Type, not or only slightly furcated (Fig. 12 *A*).

» 3 4 » , *vulgare* Type but more furcated (Fig. 12 *B*).

» 2 7 » , *vulgare* length of frond, furcate or not furcate; edge with imbricated lobes, the lobes dentate (Fig. 12 *C*).

» 4 5 » , branched like *crenatum multifidum* (Fig. 12 *D*).

» 4 a 1 plant, branched, the branches with very narrow lamina, edge serrate (Fig. 12 *E*).

» 4 b 1 » , much branched, crenate, lamina deeply bifurcated, fronds flaccid (Fig. 12 *F*).

» 4 c 1 » , branched part forming a close terminal head, fronds reflexed, edge crenate (Fig. 12 *G*).

» 5 11 plants, short, much branched fronds with entire edge, corresponding to type IV (Fig. 12 *H*).

» 5 a 3 » , richly branched, entire edge (corresponding to type 4 c) reflexed or flaccid fronds. Sori mainly on edge of terminal part ( Fig. 12 *I*).

» 5 b 5 » , branched, fronds with the unbranched part entire and the branched part of type 4—4 c, or sectorial in various ways (see Fig. 12 *K*—*M*); (each letter includes fronds from one plant).

» 6 1 plant, like var. *sagittatum projectum* with protruding basal lobes (Fig. 13 *O*);

1 » , similar but without projecting basal lobes.

type 7  1 » , somewhat resembling var. *sagittatum projectum*, undulated, without projecting basal lobes (Fig. 13 *P*).



Fig. 13. *O—T*, further types in exp. 36. See also fig. 12.

type 8  2 plants, slightly and partly crenate, projecting side lobes, furcated apex (Fig. 13 *R*).

» 10  2 » , entire edge, unbranched part narrow and short as in type V with well-developed projecting side lobes and basal lobes. Apical part branched (Fig. 13 *S*).



Fig. 14. Types in exp. 37 (fam. 36/25) (see also fig. 20, Pl. III). *A*, upper surface of type 2b. *B*, under surface of type 2a. *C*, upper and *D*, lower surface of type 3. *E*, upper and *F*, under surface of type 5. *G* and *H*, upper surface and *J*, under surface of type 6.

type 11 1 plant, fronds broader and of greater length than type 10, with projecting side lobes. Apex furcated (Fig. 13 *T*).

*Exp. 37.* *P* Var. *sagittatum projectum*, ref. no. 13, ♀ × var. *bimarginatum*, ref. no. 11, ♂.

$F_1$ Spfs 36/24 (Fig. 15 *E—F*) and 37/24 *vulgare* length of fronds, partly bimarginate, i. e. a more or less ridge-like formation occurs along corresponding parts of upper and lower surface. The edge of the frond sectioned up to, at the side of the margin.

$F_2$ Spf 36/24 gave family 36/25 (Fig. 14 and 20) consisting of:

| | | |
|---|---|---|
| type 1 | 7 plants, | *vulgare* Type. |
| » 2 a | 3 » , | like var. *sagittatum projectum* with protruding basal lobes (Fig. 14 *B*). |
| » 2 b | 1 plant, | like type 2 a but without protruding basal lobes (Fig. 14 *A*). |
| » 3 | 4 plants, | *sagittatum projectum* type but partly bimarginate (2 of these with projecting basal lobes (Fig. 14 *C—D*) and 2 without). |
| » 5 | 1 plant, | upper surface with a rugose line along the edge of the frond, (supramarginate). The edge sectioned into broad rounded lobes. No marginal fold on the under side. Basal lobes not enlarged (Fig. 14 *E—F*). |
| » 6 | 14 plants, | like the $F_1$. Basal lobes not enlarged (Fig. 14 *G—I*). |
| » 8 | 7 » , | short, narrow fronds, continuously bimarginated except on the basal part (Fig. 20 *A*). |
| » 9 | 1 plant, | short, narrow fronds, ridge on the upper surface, sori protruding, overlapping, base truncate (Fig. 20 *B*). |

$F_2$ Spf 37/24 gave family 37/25 consisting of:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 30 plants | like $F_1$ unbranched, bimarginate; | | | | |
| 9 » | not branched, supramarginate; | | | | |
| 6 » | branched, | short | fronds, | bimarginate (Fig. 16 *C*); | |
| 2 » | » | » | » | supramarginate; | |
| 3 » | » | » | » | not marginate; | |
| 1 plant | » | » | » | bimarginate, with projecting side lobes and enlarged sagittate base (Fig. 16 *A—B*). | |

## 6. $F_1$ FROM VARIOUS CROSSES WITH THE HETEROZYGOTE P SPOROPHYTES.

*P* *Vulgare* Type ♀ × var. *peraferum* ♂.

$F_1$ Spf 24/24, like var. *peraferum*.

*P* Var. *peraferum* ♀ × spf ref. no. 22, ♂.

$F_1$ Spf 93/24, branched as ♂ parent, with submarginate fold and contracted upper surface.

*P* Var. *crispum muricatum* ♀ × var. *peraferum* ♂.

$F_1$ Spf 4/24, muricate, undulate, like 2/24 and 3/24. Spf 6/24 like var. *peraferum* but muricate.

*P* Var. *peraferum* ♀ × var. *crispum muricatum* ♂.
$F_1$ Spf 5/24, like 4/24, muricate, undulate.
*P* Var. *crispum muricatum* ♀ × var. *sagittatum projectum* ♂.
$F_1$ Spf 117/24 like $F_1$ from reciprocal cross.
*P* Var. *sagittatum projectum* ♀ × var. *crispum muricatum* ♂.
$F_1$ Spfs 8/24, 9/24, 10/24, 25/24 and 26/24, fronds broader than var. *crispum muricatum* and *vulgare* Type, slightly muricate and undulate, basal lobes slightly projecting.
*P* Var. *sagittatum projectum* ♀ × var. *spirale* ♂.
$F_1$ Spfs 11/24, 70/24 and 72/24, broad *vulgare* Type.
*P* Var. *sagittatum projectum* ♀ × var. *angustissimum* ♂.
$F_1$ Spfs 95/24 and 165/24, *vulgare* Type.
*P* Var. *sagittatum projectum* ♀ × var. *muricatum marginatum* ♂.
$F_1$ Spfs 51/24 and 53/24 with submarginate fold.
Spfs 52/24, 54/24, 55/24 and 58/24 muricate, no submarginate fold; 56/24 and 57/24 similar but broader fronds with undulate edge.
*P* Var. *sagittatum projectum* ♀ × *vulgare* Type ♂.
$F_1$ Spfs 21/24 and 46/24, broad *vulgare* Type.
*P* Var. *sagittatum projectum* ♀ × spf ref. no. 22, ♂.
$F_1$ Spf 164/24, *vulgare* Type, no submarginal fold when young.
*P* Var. *sagittatum projectum* ♀ × var. *crispum nanum* ♂.
$F_1$ Spf 97/24, muricate *vulgare* Type.
*P* Var. *crispum nanum* ♀ × var. *sagittatum projectum* ♂.
$F_1$ Spfs 120/24 and 163/24, like var. *crispum muricatum* but less muricate
*P* Var. *crispum nanum* ♀ × var. *muricatum marginatum* ♂.
$F_1$ Spf 160/24, muricate, with submarginate fold and incised edge.
*P* *Vulgare* Type ♀ × var. *muricatum marginatum* ♂.
$F_1$ Spf 43/24, *vulgare* Type, with slightly undulate edge.
Spfs 103/24 (Fig. 15 *G—H*), and 159/24, with submarginate fold.
*P* *Vulgare* Type ♀ × var. *bimarginatum* ♂.
$F_1$ Spfs 38—41/24, partly bimarginate.
*P* Var. *ramomarginatum* ♀ × var. *bimarginatum* ♂.
$F_1$ Spfs 59, 60, 61/24, long branched fronds, slight submarginate fold.
Spf 101/24, *vulgare* Type, bimarginate.
Spf 100/24, like ♀ parent.
*P* Var. *bimarginatum* ♀ × var. *ramomarginatum* ♂.
$F_1$ Spf 91/24, branched, with submarginate fold.
*P* Var. *bimarginatum* ♀ × var. *muricatum marginatum* ♂.
$F_1$ Spfs 62/24 and 63/24, apex furcated, submarginate fold and edge like 103/24.
Spf 67/24, rachis of most fronds furcated under the lamina. Fronds short, with branched apex, edge and submarginate fold like 103/24.
*P* *Vulgare* Type ♀ × spf ref. no. 21, ♂.
$F_1$ Spf 66/24, *vulgare* shape, slightly muricated, partly submarginate fold in conjunction with incised edge.
Spf 102/24, *vulgare* Type when young.
*P* Spf ref. no. 21, ♀ × ref. no. 19, ♂.
$F_1$ Spf 167/24, branched, with slight submarginate fold.

## 7. DWARFS.

*Dwarfs* are known in many genera of ferns, GOEBEL (1915--18, 1928) mentions the dwarf form of *Polypodium vulgare*, *Aspidium filix mas* var. *pumilum*, the dwarfs in species of *Adiantum*, in *Aspidium angulare*, the occurrence in East Africa of dwarfs of *Drynaria*, *Platycerium Willinkii* f. *pygmaeum* and probably dwarfs of other species of the same genus. Nothing is known about the inheritance of dwarfness in these or in dwarf forms occurring in other species and genera of ferns.

In *Scolopendrium vulgare* dwarfness is recessive to tallness, the factor in question segregating in the Mendelian way and recombining with others so as to give dwarfs corresponding to the different normal types.

The reduction in size of the dwarf varieties *spirale* (Fig. 3 *E*) and *crispum nanum* is accompanied by undulation of the lamina, the dwarfness-undulation being recessive to normal size, non-undulation. Plants of the two types are obtained in a ratio of approximately 3 : 1 from the heterozygotes. The *vulgare* Type ♀ × var. *spirale* ♂ gave an $F_1$ like the ♀ parent, the $F_2$ consisting of 42 non-undulated plants like *vulgare* Type and 10 plants like the ♂ parent, i. e. with undulated and short fronds, the apex twisted corkscrew fashion. The reciprocal cross gave a similar $F_1$ and an $F_2$ of 40 plants *vulgare* and 16 *spirale*.

In the cross var. *spirale* ♀ × var. *ramocristatum* ♂ the dwarfness recombines with the branched character, the $F_1$ being non-undulated, non-branched of *vulgare* Type and size, the $F_2$ consisting of 67 *vulgare* Type : 25 *spirale* Type : 20 non-undulated like *ramocristatum* : 5 undulated, dwarf, branched (Fig. 3 *F*) (or a ratio of 87 tall, non-undulated to 30 dwarf, undulated).

The factors in the families derived from var. *crispum muricatum* × var. *spirale* (7/25) and *crispum nanum* × *vulgare* Type (110/25) require further investigation. The $F_2$ from the above cross contained 131 normal-length of frond, non-undulated and 14 dwarf-undulated. In the family 7/25, derived from var. *crispum muricatum* × var. *spirale*, 42 plants were of normal stature and 4 were dwarf. No intermediates existed in either family, the tall plants having fronds about four times as long as those of the dwarfs.

In the family 20/25, the $F_2$ from var. *peraferum* × var. *spirale*, two new types appeared, the dwarf, entire-edged, horned and the dwarf, crenated, horned, the dwarf, crenated, spirale, non-horned being absent. The laminae of the dwarf, horned, entire edged form (see Fig. 5 *A*—*C*)

are so small — only 24 mm. in length — and so erect that the plant appears solid and cushion like. The basal lobes in this form are usually bent upwards and the apical wing-like structure, developed in conjunction with the horn-like protrusion of the costa, is so much developed on the dorsal side of the frond that it practically covers the entire under-surface, exposing a surface like the upper side of the frond and forming a flap-like protection for the sori situated between the two under surfaces.

## 8. VARIOUS TYPES OF MURICATION AND FOLD.

*Murication of the upper surface of the frond* (not correlated with any special development of the edge or of the under surface) consists in a thickening of the tissue round the veins so as to form distinct wart-like or wedge-shaped excrescences (Fig. 19 *A*, Pl. II) and parallel elevated lines from the rachis towards the edge. The murication is developed over the whole length of the lamina, for instance in var. *crispum muricatum*, var. *crispum nanum*, spfs 7/24 (Fig. 15 *B*), 6/24, 99/24 (Fig. 15 *C*); or only over the upper part of the frond (1/24, Fig. 15 *A*) or middle and lower part (57/24). The partial development is mostly found in the heterozygotes between muricated and non-muricate, and sometimes only in the first fronds of these, (later fronds being muricated along the whole length of the lamina), the murication being developed in a lesser degree, i. e. often consisting of a row of separate wart-like excrescences. See for instance spf 1/24, 9/24 and 57/24.

A segregation of about 3 : 1 is obtained in $F_2$ from muricated × non-muricated for instance in the cross between var. *crispum muricatum* and *vulgare*. The actual numbers were for family 1/25 40 muricate : 12 non-muricate.

In family 7/25 however, the $F_2$ from var. *crispum muricatum* × var. *spirale*, a shortage of muricated occurs, the numbers being 32 muricated : 14 non-muricated. The same applies to family 110/25, the $F_2$ from var. *crispum nanum* × *vulgare* Type, the numbers being 89 : 56. No exact numbers for the family 42/25 can be given owing to difficulties in scoring the crenated type for this character.

A similar type of murication occurs also in the family derived from spf no. 7, the heterozygous spfs giving respectively 26 muricated : 17 non-muricated, 73 : 33, 132 : 46 and 53 : 16 (total 284 : 112).

The submarginal fold occurring in this family is inherited independently of murication. The fold when it occurs is slight and even

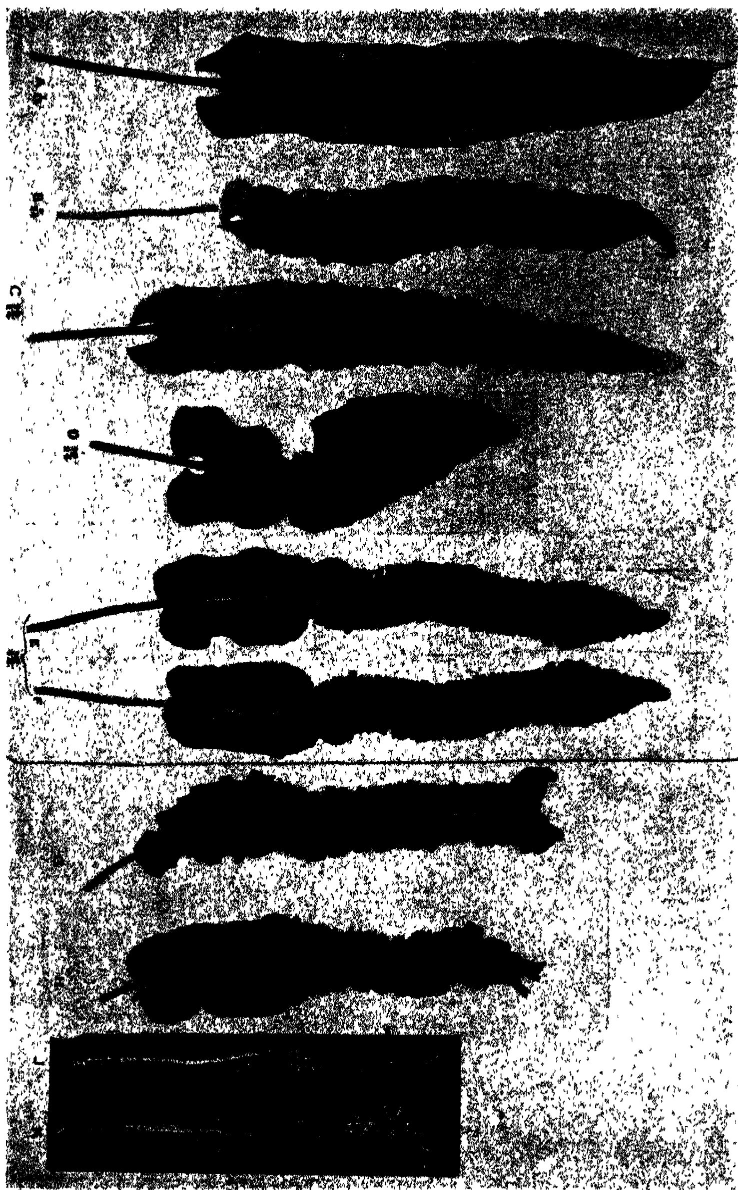


Fig. 15. Showing murication and fold. *A*, from exp. 7, 1/24, the $F_1$ from var. *crispum muricatum* × *vulgare* Type. *B*, from exp. 12, 7/24, the $F_1$ from var. *crispum muricatum* × var. *spirale*. *C*, 99/24, $F_1$ from var. *ramocristatum* × *crispum muricatum*, showing sori at the upper surface. *D*, 38/24, under surface of $F_1$ between *vulgare* Type × var. *bimarginatum*. *E*, under and *F*, upper surface of 36/24, $F_1$ from var. *sagittatum projectum* × var. *bimarginatum*. *G*, under and *H*, upper surface of plant in the progeny of ref. no. 10. *J* and *K*, under and upper surface with spiny rugosity in plant from *vulgare* Type × var. *muricatum marginatum*, ref. no. 10.

in homozygotes only occurs on certain parts of the frond; at these parts the lamina becomes narrower and the rugosities of the upper surface protrude at the edge.

See also the $F_1$ spfs from crosses with the muricate spfs.

*The spiny rugosity* of the upper surface as seen in the var. *muricatum marginatum* and progeny consists in an outgrowth similar to that previously described but in an exaggerated form. In one type it is located more towards, though not reaching the edge, which is more or less entire and undulate.

Undulation in this family is the effect of murication and is not independently inherited. The submarginal fold when occurring in this family together with murication makes the edge serrated and spiny. the fronds becoming narrower than those without the submarginal fold. Plants without murication but with the submarginal fold have (see Fig. 15 *G—H*) a hybrid between *vulgare* Type and var. *mur. marg.*

The plants probably homozygous for these two factors have shorter and very narrow fronds, with extreme development of rugosity (Fig. 15 *I—K*). The whole surface is covered with long spines and sharp outgrowths and in this way the edge of the lamina is sectioned up to the neighbourhood of the rachis. The sub-marginal fold is here continuous and is situated close to the rachis on the under side of the frond, but it is not developed into an outstanding broad membraneous ridge as in the homozygotes in the progeny of spf no. 9. The number of muricated of this type to non-muricate in the family derived from var. *muricatum marginatum* was 52 : 16. The factor in question recombines with the factor for the sub-marginal fold described above, giving 40 muricated with fold : 12 muricated without fold : 9 non-muricate with fold : 7 non-muricate without fold.

Another type of development is seen in var. *bimarginatum*, in some other hybrids, for instance 36/24 and 37/24, in plants of the family derived from var. *bimarginatum* and from crosses with it. It consists in a clear longitudinal fold developed on the later fronds, well inside the margin on parts of the under side of the frond. Simultaneously with sectioning of the edge up to the fold the portion of the upper surface corresponding to the fold becomes rugose. The rugosity when continuous forms a ridge or second margin. In the family derived from var. *bimarginatum* a segregation (apart from branching) occurred, indicating that one factor is probably responsible for this type of development, the numbers being 58 with the factor in question and 27 without. If the family had been kept longer some of the latter would probably have been included with the former, as the peculiarity does not appear in the first stages of ontogeny. 24 of the 58 plants were probably homozygotes as they developed the peculiarity from the first leaf, the fronds being of smaller size, still more contracted than the

heterozygotes and possessing a continuous submarginal fold and rugosity on the upper side.

The $F_1$,36/24 (Fig. 15 *E—F*) between var. *sagittatum projectum* ♀ and var. *bimarginatum* ♂ gave a family 36/25 composed of plants like var. *bimarginatum* type 6; (for plants with similar development in the *sagittatum projectum* type see type 3, Fig. 14 *C—D*). The plants with short coriaceous fronds with a strongly rugose edge following the sides of the costa at the upper surface and with the dorsal ridge or fold situated at the same distance from the costa. (See 36/25, Fig. 20 *A*). The lamina is further contracted and lobed up to the ridges, each lobe being undulate (not with rugose edge) the sori situated on the spine-like protrusions from the dorsal ridge. The basal lobes are enlarged, of the same size as in type 6, without ridges. Further in the same family there occur plants of type 5 without any marginal fold on the underside but with a more or less continuous rugose line (supramargin) along and inside the edge on parts of the frond, this being a type of rugosity not met with elsewhere. The edge outside the ridge is smooth but sectioned into broad round lobes (Fig. 14 *E—F*).

This peculiar unequal growth of the upper and under surface is more exaggerated in another plant (36/25, type 9, Fig. 20 *B*). The ridge-like crest or fold is shifted to the immediate neighbourhood of the rachis on the upper side of the frond, while the under side is smooth. As a consequence it seems as if the underside would overlap to the upper surface. The sori are thus continued from the under to the corresponding part of the upper surface of the frond, each double one protruding in a »pinnate» manner and opening along the central part of the »pinna». Contrary to the crenate, lobed and laciniate varieties the indentations here are situated between the branches of each primary vein.

Few plants were raised in the family, a ratio of 26 bimarginate (types 3, 6 and 8) : 2 supramarginate (types 5 and 9) : 11 emarginate obtained (types 1, 2 a and 2 b). Only 1 plant of the peculiar type 9 being present.

In the other $F_2$ family, 37/25, from the same cross a similar constriction occurs as in the 36/25 type 3. It appears both in the branched and the unbranched types (Fig. 16 *C*). The fold with accompanying contraction and lobing of the edge is developed on the middle portion of the frond, from (but not on) the basal lobes continuously up on to the branched apex, the edge of which is serrated though the fold is no longer distinguishable. The same applies to the bimarginate branched

*sagittatum projectum* type (37/25, Fig. 16 *A—B*) where the middle portion of the frond thus becomes very much reduced in size, the only plant present with a very broad and very large basal part (which part thus comes to be situated in close proximity to the branched apex). Together in this family 37 plants were bimarginate, 11 were only supramarginate and 3 were nonmarginate.

The $F_1$ plants 38/24 (Fig. 15 *D*) and 41/24 are similarly partly marginate on the under surface and irregularly rugose-contracted on the corresponding part of the upper surface.

No conclusion as to the factors involved in these families (except the single factor for branching in 37/25) can be drawn, the numbers in $F_2$ being unsatisfactory.

The simple Mendelian segregation of a factor for a *fold or ridge-like protrusion of certain layers of the under surface of the frond* appears from the families derived from spf ref. no. 9 (see p. 123). The fold in this spf and in the heterozygotes in the progeny is sometimes discontinuous and is absent on the first fronds. The same factor also causes serration of the edge at the places where the fold is situated. The first fronds of the heterozygotes are likewise devoid of this peculiarity, which only develops gradually on the later fronds simultaneously with the fold. In the homozygotes the fold of the under surface is so much developed as to form a *broad transparent membrane* which stands away from the frond. (See Fig. 6 *A*). It occurs from the first frond and is correlated with contraction of the whole lamina, the fronds thus only attaining a length of about 15 cm. and a width of 15—20 mm. They show excrescences and folds of the upper surface and margin and the dark leathery part of the frond is in strong contrast to the broad, projecting, transparent membrane-ridge of the under side. The recessives are of the normal smooth-leaved *vulgare* Type.

A slightly developed submarginal fold along the middle part of the frond, correlated with irregular incision of the edge, is seen in spf ref. no. 25. All plants in the progeny showed degrees of development of the character, contrary to what was seen in the progeny of spf no. 9. The same applies to the progeny of spf no. 21, where the entire upper surface also was wealed in the direction of the veins. The dominance of this character is also seen in the $F_1$ plant 167/24 from the cross between this var. ♀ and spf no. 19 ♂, and the $F_1$ spfs 66/24 and 102/24 from the cross with *vulgare* Type ♂. A continuous slight submarginal fold is further seen in a spf which also in the young state showed a corrugated upper surface of the middle portion of the frond. Whether

the same or different factors also cause contraction towards one another of the veins at the point of branching was not determined. The spf proved on selfing to be a homozygote.

The position of the fold along the edge of the branched and unbranched part as well as *around the edge of the apical part,* as seen in spf no. 23 (Fig. 19 *B*, Pl. II) and its progeny, is very striking. The under surface at the edge protrudes, forming a broad transparent shelf or fold, the upper layers of the frond being slightly compressed and leathery, though not distinctly corrugated. The under surface is smooth.

The slight retardation or peculiarity of growth resulting in a discontinuous submarginal fold, as seen in var. *ramomarginatum* and the spfs derived from it, may be said to be the smallest perceptible degree of such a character. The var. *ramomarginatum* was heterozygous for this character which appeared in the family at various stages of the ontogeny and in varying degrees. It is correlated with a narrowing of the lamina.

Both marginate and emarginate are evidently able to give the two types, as the emarginate $F_1$ plant 47/24 (from *vulgare* Type ♀ × var. *ramomarginatum* ♂) gave (47/25) equality of the two types and the marginate $F_1$ plant (50/24) of the same cross gave 35 marginate and 14 non-marginate. The $F_1$ plants 49/24 and 50/24 and the plants (see Fig. 11 *C—D*) with discontinuous submarginal fold are slightly contracted, the edge becoming irregularly crenate and thickened at the side of the fold. The continuous submarginate fold on the furcated long fronds (Fig. 11 *A—B*) also occurs along the furcated part, contracting and thickening the lamina in a high degree. The same applies to the short branched fronds where every part is contracted except the apical part of the branches, each of which is expanded (Fig. 11 *G—H*). In addition the sori become dislocated, appearing along the edge, very obliquely in relation to the costa.

The same character also appears in crosses between this variety ♂ and var. *sagittatum projectum* ♀. The $F_1$ plants have however only a very slight submarginate fold. The $F_2$ family 104/25 (see p. 140) showed no extreme contraction, 15 plants having the submarginate fold while 12 were without.

### 9. CHARACTERS OF THE EDGE.

A character relating to the edge of the frond, without any transformation of upper or under surface, i. e. *crenation*, is found in the

var. *cornutum* (similar to Fig. 10 *B*—*C*) and the family derived from it. It is recessive to entire edge. The var. *cornutum* ♀ for instance when crossed with var. *ramocristatum* ♂ gave an entire-edged $F_1$, the $F_2$ (90/25) consisting of 31 entire and 14 crenate.

The diverse effects of the factor in question are seen in the different types of family 1003. It causes in the coriaceous fronds of all plants of this family an edge crenato-lobate in varying degrees, this being accompanied by other phenomena. Thus the crenato-lobate edge of the broader lamina of types V, II, III and IV (see Fig. 10 *B*, *D*, *F* and *G*) and the more contracted types I, VI, VII and VIII (Fig. 10 *A*, *C*, *E* and *H*—*L*). Intermediates exist between types V and I, II and VI etc. but in all cases the degree to which the edge is incised and the width of the sinuses is correlated with the development in width and thickening of the lamina. Type V is thus relatively unthickened, with crenate edge, but not deeply or frequently lobed; type I which is also horned and unbranched is more deeply incised at the edge, the whole lamina is thickened, contracted and inflexed, as is also each lobe.

The uncontracted type II always has deeper incisions than type V, the sinuses being broad. Type VI has narrower, thicker and very slightly inflexed lamina, of the same length as type II. The very broad open sinuses of type VI are very striking, the narrow, leathery, stiff pinna-like lobes being more or less distinctly inflexed and broadest at their apex.

Part of the sori are often exposed towards the upper side in the sinuses in types V, II and IV. This is still more the case in the more deeply incised types, where they follow the edge of the sinuses, the indusia forming a striking translucent membrane-like edge on the young fronds (Fig. 23, Pl. IV). A similar development is found in the horned branched types III and VII.

The most extreme reduction of lamina caused by the same factor, or factors, is seen in the branched type where this peculiar retardation of growth proceeds so far as to leave scarcely more than a branched rachis with sori along the edges (Fig. 26, Pl. V). The degrees in this development can be seen on fronds representing different plants in Figs. 10 *H*—*L*, and 23—26. For the effect of this factor on the nervature and position of sorus, see p. 170—173.

The genetical relationship between the non-contracted, less deeply incised, broader types and the more incised, reduced has not been determined. It is however evident that the extreme types give only the same type of crenation with associated phenomena. It is also seen

that more intermediate types, such as the original parent plant 1003 and the sporophytes $1003^{30}$ and $1003^{168}$, previously described, give families where every degree is represented. Moreover fronds of the same plant may vary in these latter families. The narrow fronded spf $1003^{164}$ gave degrees of very narrow-fronded progeny.

A somewhat similar edge, though not leading to the same reduction of lamina or to formation of a fold (Fig. 9) is found in family 1002 (derived from var. *peraferum*) and is recessive to the entire edge, a ratio of about 3 entire to 1 crenated and lobed being obtained. The original family contained 199 entire edged : 78 crenated : the entire edged plant no. $1002^{128}$, 76 : 28; $1002^{16}$, 75 : 19; $1002^{48}$, 65 : 21; $1002^{63}$, 38 : 11; $1002^{32}$, 62 : 21; $1002^{56}$, 37 : 10; $1002^{101}$, 193 : 67; $1002^{109}$, 187 : 64. The homozygous crenated plants $1002^{83, 92, 103 \text{ and } 113}$ giving respectively 99, 48, 157 and 193 crenated plants. The crenated-lobed horned and branched plants — types II, XI and VI of this family, are similar to those of family 1003. The crenated unbranched or furcated, hornless types however, types IV and IV a of this family, have the *vulgare* length of frond, whereas the corresponding type in fam. 1003 has comparatively short fronds, the fronds in type II of 1002 further being irregularly crenate with deep incisions and broad lobes, the lobes crenate or slightly toothed. The lobes are narrower in certain plants and also as a rule in later fronds, the sinuses broad and deep. No contraction of the lamina corresponding to the one occurring in types I, VI, VII and VIII of fam. 1003 occurs here.

The *crenated* edge of spfs ref. nos. 19 (see Fig. 3 *C—D*) and 20 (Fig. 4 *B*) is also recessive to entire edge, e. g. the former sporophyte ♂ crossed with *vulgare* Type ♀ gave an entire edged $F_1$, the $F_2$, fam. 180/25, consisting of only 33 entire edged and 20 crenate. The same type of crenation is also found in the family derived from spf no. 24, where a ratio of 61 entire edged to 21 crenate was obtained, selfed gametophytes from the same spf giving the expected equality of entire and crenate.

Further from the heterozygote var. *undulatum*, spf ref. no. 2, repeated sowings of spores have given altogether 140 entire : 42 crenated-incised (Fig. 5 *D—F*). Three of these entire-edged plants gave respectively of the two types 55 : 17, 32 : 15 and 23 : 7.

The inheritance of entire : incised leaf was earlier studied by LANG (1923) who found a segregation of 3 : 1 for the character in question.

The crenated types mentioned above are all coriaceous, the later ones with fronds narrower though not constricted or specially trans-

formed with fold. In the var. *crispum fertile* and var. *plumosum* on the other hand where the edge is crisped, the lamina being at the same time undulated, the frond is lustrous green and in the former variety thinner than in *vulgare* Type. The fronds are not narrower than in the corresponding entire-edged sporophytes. Both varieties were homozygous for this character, giving on crossing with entire-edged sporophytes an entire edged $F_1$. The former variety crossed with *vulgare* Type (♂) gave an $F_2$ consisting of 57 entire edged plants like *vulgare* Type and 19 plants like var. *crispum fertile*, thus agreeing with a 3 : 1 ratio.

## 10. BRANCHING AND SOME TYPES OF ARRESTED GROWTH.

The architecture of the leaf depends primarily on growth in length and branching. In *Scolopendrium* branching of the costa and venation run into one another and must be considered together. A long continued growth in length without *terminal branching* is characteristic of *vulgare* Type, var. *angustissimum* etc., shorter unbranched fronds occurring in some of the varieties, e. g. var. *spirale*. Furcation and branching of the costa may occur at any point along a shorter or longer leaf blade, see in the entire forms: 104/25 (Fig. 11 *S*), (Fig. 1 *B*), 50/25 (Fig. 11 *F*), $104^7$/25 (Fig. 11 *R*), 50/25 (Fig. 11 *I*), spf ref. no. 16 (Fig 3 *A*—*B*), in exp. 24 types 2—2 b (Fig. 7 *A*—*C*). In the non-entire forms: 50/25 (Fig. 11 *A*—*B*), $44^2$/25 furcated (Fig. 12 *C*), 50/25 (Fig. 11 *G*—*H*), $44^4$/25—$^{4b}$ (Fig. 12 *D*—*G*) and the types of 1003 (Fig. 10 *E*—*L*).

Terminal branching at a certain point (different for different varieties) is recessive to non-branching, a ratio of about 3 : 1 being obtained for instance in exps. 11, 14, 28 and 29. In other experiments the ratio is less satisfactory.

No evidence exists as to the inheritance of *point* of terminal branching, i. e. terminal furcation or branching in conjunction with long unbranched part of lamina versus terminal branching in conjunction with short unbranched part of lamina. The only family which could furnish data in this respect is one of the $F_2$ families from *vulgare* Type (unbranched) × var. *ramomarginatum*, ref. no. 18, with relatively short unbranched basal part and much branched terminal part. Plants with decidedly long unbranched basal part and with short are easily distinguished, 39 of the former and 10 of the latter occurring. The numbers here are however very unsatisfactory, probably no plant is entirely without furcation. In some of the experiments the branched forms have been found to be homozygous for length of unbranched



Fig. 16. *A*, upper and *B*, under surface of type in fam. 37/25 (exp. 16) with branched, short, bimarginate, enlarged basal lobes and side lobes. *C*, bimarginate, branched, short type of same family. *D*, frond showing »simple» venation and irregular type of branching (from fam 44/25)

part, in others the plants grade into one another in respect of this character, so as to make scoring impossible. Different types in this respect are subjected to modification to a certain extent though as a rule easily distinguishable. It was not possible for instance to determine the genotypical difference between non-furcate and strongly furcate apex in family 1002 (types III—III a and IV—IV a) owing to the ease with which this character modifies in this family.

The terminal branch system shows equal dichotomy and when this is repeated and the dichotomies follow close upon one another several primary branches of the costa seem to radiate from practically the same point. The number of consecutive branchings differs according to type, but when more than a single furcation occurs the result is a more or less fan-like structure with symmetrical or regular outline of the frond. We can thus for convenience sake speak of *»regular» branching* in contradistinction to *»irregular»*. Examples of the former can be seen in spf ref. no. 16 (Fig. 3 *A—B*), ref. no. 22 (Fig. 4 *D—E*), ref. no. 25 (Fig. 4 *A*) and types 1—2 B in expt. 24 (Fig. 7 *A—E*).

»Irregular» branching of the frond consists in inequality of forking of the costa and exists only together with crenated edge, denoting a general asymmetry in development of the fronds (see Fig. 16 *D*). In other words the branches of the costa do not radiate from the same point but are given off one at a time at irregular intervals in a sympodial way. Examples are seen in fam. 44/25 (Fig. 12 *D*), spf ref. no. 19 (Fig. 3 *C—D*) and the crenate type in exp. 23. Developments of edge and type of branching are thus correlated. This is also illustrated in the sectorials in fam. 44/25 (Fig. 12 *K—M*) and in exp. 24 (Fig. 7 *G—L*), where crenated parts are irregularly and entire parts regularly branched. It is therefore evident that the numbers for entire edged, branched: crenate, branched in for instance expts. 23 and 28 coincide with regularly branched : irregularly branched, i. e. a ratio of 3 : 1 obtained with dominance of regular over irregular branching.

Regular branching and outline of frond is found in all entire-edged forms (see for instance spf ref. no. 16; Fig. 3 *A—B*). Furthermore in all the forms where the margin is neither entire nor genotypically crenate (as in those mentioned above) but incised in various ways through other factors, the branching and outline may also be regular. Examples of such branched forms are found in family 37/25, (Fig 16 *A—C*), spf ref. no. 25 (Fig. 4 *A*), etc., i. e. forms with a peculiar development of submarginal fold in conjunction with variously incised edge or constricted in various ways. Moreover in fam. 1003 the outline

of the frond may be symmetric although the branching be irregular (Fig. 10). In the same family the crenated type IV is occasionally as regularly branched as in the entire form.

Furthermore in the crenate type 4 b of family 44/25 the regular branching is probably achieved by another factor which contracts the branches into a regular terminal head.

The costa as already mentioned may divide once only, giving rise to two equal or unequal parts, or it may divide repeatedly, again in several ways. Practically no evidence exists at present as to the mode of inheritance of the different types in this respect. The same applies to the *width of lamina* of separate lobes and the degree of laciniation.

From what has already been said in various places above it is apparent that the branching of the costa, and consequently the venation, is intimately connected with the development of the leaf blade.

The terminal branchings just described, whether occurring early or late in development and whether of the fan type or irregular and of a sympodial type, are phenotypically very distinct from *side branches*, i. e. laterally protruding lobes such as occur in families 36/25, 104/25, 44/25 and 1002 (Figs. 14 *A*—*D*, 11 *L*—*K*, 13 *O*—*S*, 8 and 9). Occasionally however in the crenated type with terminal branching, without such side lobes, one or more of the branches of a frond will be placed so far down on the costa as to make the frond phenotypically like the combination side-branched, terminally branched.

The presence of side branches is recessive to their absence.

These side lobes contain centrally a branch of the costa, in other words a strengthened vein, which in its turn branches sympodially (Fig. 14 *B*, 17 *C*—*D* and 18 *D*), i. e. gives off veins alternately and at some distance from each other. The side lobe is either pointed, blunt, furcated or terminally branched (»crested»), the mid-vein in the last instance dividing more or less at one point into several branches (Fig. 13 *S*). Often in such terminal furcation of the side lobe the two venations are difficult to separate, in other instances they are quite distinct, e. g. in 104/25, 44/25 type 10 etc. Side branches occur on various shaped fronds (see Figs. 13, 11, 16, 17, 8 and 9).

*Basal branching*, i. e. protruding basal lobes with a strengthened vein or branch of the costa, is probably allelomorphic to the non-occurrence of such branches, viz. cordate base. Correlated with the type of branching of the costa and venation is a great range in size, shape and direction of the basal lobe. The lobe may be pointed, blunt,

furcated or terminally branched, containing accordingly one or more strengthened veins besides ordinary ones. A single strengthened vein in addition to the ordinary veins is seen in the basal lobes with horns in plants of fam. 1002 (Fig. 18 *C*) and other simple pointed lobes. A terminal branching of basal lobes is seen in fam. 1002 (Fig. 8 *P* and 9 *L*) and in the sagittate basal lobes of the same fam. and var. *sagittatum projectum*; the primary branch divides near the costa into two arms, each one supporting a lobe and dividing sympodially into veins (see Fig. 14 *B* and 17 *B—C*). In the two fronds of a certain *sagittatum projectum* plant, lobe a) (Fig. 17 *D*) contains, beside ordinary veins, a single branch of the costa; in lobe b) (Fig. 17 *D*) of the same frond the primary branch furcates near the costa into two somewhat unequal parts; lobe c) (Fig. 17 *E*) traversed by one branch which divides terminally; in lobe d) (Fig. 17 *E*) the primary branch divides at some distance from the costa into two unequal branches, one of these branching terminally. For further details of venation see the drawings.

A certain amount of modification therefore is also seen in this character, and it is not unusual (e. g. family 1002) to find plants with one basal lobe protruding and the other normal, as in the typical cordate base.

More investigation is needed before definite conclusions can be drawn concerning the inheritance of lateral and basal branching. Recombinations of the factors for terminal, lateral and basal branching are illustrated in Figs. 17, 16 and 8.

In exp. 28 (family 1002 descendents) basal branches occur on the entire-edged form with or without side branches. In fams. 104/25, 44/25, 36/25 and 37/25 however no plant which possessed basal lobes was without side lobes, while plants occurred which had side lobes but no basal lobes.

In the cross between var. *sagittatum projectum* ♀, with both side and basal branching, and var. *ramomarginatum* ♂, var. *crenatum multifidum* ♂, and var. *bimarginatum* ♂, all without side or basal branches, the $F_1$ did not possess side or basal branches. In the $F_2$ from the first cross, fam. 104/25, 24 plants were without, 2 plants had both side and basal lobes and 1 plant had side but not basal lobes. In the $F_2$ from the second cross, fam. 44/25, 48 plants were without, 4 had both side and basal lobes and 4 had side but not basal lobes. In one of the $F_2$ families 36/25 from the third cross, 30 plants were without, (including 7 plants of type 8 where the submarginate fold constricts the middle portion of the frond but where the basal lobes are not drawn out and

do not possess a specially strong central vein) 5 plants with both side and basal branches and 3 plants with side lobes but no basal lobes. In the other family 37/25 from the same cross 50 plants were without and 1 with both. Further in exp. 30, the $F_2$ from var. *peraferum* × *vulgare*, 41 plants had no side or basal branches, 4 had both and 1 had only side branches.

For the numbers of the different types see the families in exp. 28. A few are also added here:

of type V (branched, entire edged, not horned)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| in fam. | $1002^{109}$ | 69 | plants | were with round basal lobes, |
| | | 8 | » | » » enlarged round basal lobes, |
| » » | $1002^{128}$ | 7 | » | had round, and 1 pointed, basal lobes, |
| » » | $1002^{40}$ | 15 | » | » » » 2 » » » |
| | | | | of these 2 with more enlarged basal lobes, |
| » » | $1002^{16}$ | 9 | » | had round, and 2 pointed, basal lobes. |

In family $1002^{101}$ however, 34 plants of type V had less projecting or round basal lobes and 37 had the lobes more projecting. In fams. $1002^{103,\ 113\ \text{and}\ 41}$ only round lobes occurred.

The type X (branched, entire-edged, horned) in family $1002^{109}$ consisted of 96 plants without side pockets; of these 94 had round basal lobes and 2 projecting. Of the 14 with side pockets all had projecting basal lobes. In fam. $1002^{101}$ the 68 without side pockets did not show pronounced lobes, while the 40 with side pockets or with a tendency in this direction also displayed a tendency to develop pronounced basal lobes (besides 14 with more or less type V fronds). In fam. $1002^{41}$ 14 plants were with round basal lobes and 1 with pointed basal lobes. In fam. $1002^{40}$ 4 plants with round basal lobes and 2 with broad pointed basal lobes appeared.

The plants of type III—III a in the undermentioned families were grouped as follows: —

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| In fam. | $1002^{48}$ | 36 | plants | with round, sometimes slightly projecting, basal lobes. |
| | | 4 | » | with side branches and round basal lobes. |
| | | 1 | plant | » » » » projecting basal lobes. |
| » » | $1002^{128}$ | 14 | plants | with side branches, projecting pointed basal lobes and marginal fold at the underside. |
| | | 7 | » | with side branches and round basal lobes. |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| In fam. | $1002^{41}$ | 18 | plants | with round basal lobes. |
| | | 5 | » | » slightly developed horn-pocket apex. |
| » » | $1002^{40}$ | 51 | » | , sometimes with side-lobes slightly developed, basal lobes round, discontinuous marginal fold on middle or upper portion of frond. |
| » » | $1002^{58}$ | 37 | » | with round basal lobes and some with side branches. |
| » » | $1002^{16}$ | 11 | » | with cordate base and projecting side branches. |
| | | 1 | plant | with projecting pointed basal lobes. |
| | | 4 | plants | » less developed pointed basal lobes. |
| | | 1 | plant | » furcated projecting basal lobes, and projecting side branches (the apex of the frond branched). |
| | | 1 | » | with one or both basal lobes projecting, the apex of some fronds branched and of others with formation of several pockets. |
| » » | $1002^{63}$ | and $1002^{32}$ | | consisted of all cordate base and no side branches. |

Side branches occur on both entire and crenated types whereas basal branches or lobes with an equally strongly developed side vein do not occur in any crenated type. Side branches may further occur on the horned entire-edged plants but not on the horned crenate type. Similarly the effect of the development of margin on branching or venation and simultaneously on the development of part of the lamina is demonstrated in the two corresponding types: unbranched, horned, entire and unbranched, horned, crenate in family 1002. In the former the apex is divided (though not genetically furcated) the mid-vein protruding between the two parts, the underside with more or less pocket formation; in the latter the apex is undivided and rounded, the costa protruding from the blade at a certain distance below the apex and the veins radiating from the same point.

Furthermore in the family 1004 derived from spf ref. no. 2 even the genotypical terminal furcation, i. e. single branching of the costa in the entire, hornless type is in the corresponding crenated type suppressed, the apex being non-furcate, rounded, the costa *stopping suddenly at a certain distance from the apex*, the veins radiating from the apex of the costa. Very occasionally the costa may be seen to protrude here.

Such protrusion may also occur as a modification on certain branched, crenate, non-horned sporophytes. Furthermore basal lobes in entire forms (see below) may possess a retardation of growth resulting in protrusion of the mid-vein (Fig. 18 *C*) similar to the apex and on the terminal branches of var. *peraferum*, whereas side lobes have not been observed to develop this character.

The branched part of the frond of some of the plants in exp. 28 is contracted through a narrowing of the main veins towards each other (without any transformation of the surface of the frond). This is especially apparent in the horned branched, entire edged type (Fig. 8 *F—G*). The peculiarity seems to be dominant to the normal development of the branched parts. Further in the crenated, branched, horned type the same peculiarity appears to be correlated with less branching of the apex.

The *arrested growth at the apex* of the frond, resulting in a more or less *pocket-like structure* at the underside, together with the *protrusion of the midrib* into a hornlike structure, characteristic of the var. *peraferum*, is dominant over normal hornless apex. The factor in question recombines with others, as for instance with the factor for crenate edge, for dwarfness and for branching. In the last case each branch possesses a similar apical pocket-horn.

But although the families of 1002 and 1003 show a simple segregation of 3 : 1 as regards non-branching : branching and the 1002 families show a similar segregation as regards entire edge : crenate edge, an unusual feature appears in the inheritance of this horned : non-horned character. As is evident from the tables the numbers of horned: non-horned approximate to 2 : 1. It is possible that some of the branched horned may have been scored as unhorned, but for the unbranched there is never a doubt as to which class they belong to, no intermediates or modifications occurring in this respect (except in comparatively very few cases where both types of fronds are formed on the same plant, which plants have been separately scored, see table, as type III or I).

It appears that all the 10 horned plants in 1002 and the 7 horned plants in 1003 from which families were bred were heterozygous for the factor in question, and it may perhaps be inferred that the homozygotes for horn do not exist. The spores are all well formed, of equal size and germinate in about 100 %. All prothallia develope on agar or on soil at the same rate and appear similar. The same applies to the sporophytes. From the fact that in an experiment where 32 prothallia from the original parent were isolated, *each one in a separate glass*

*dish*, and *self-fertilised*, these gave rise to horned and non-horned sporophytes in the normal expected ratio of 1 : 1, it is evident that the gametophytes are formed in equal ratio. It may be inferred perhaps that selective fertilisation takes place when the gametophytes are allowed to fertilise *inter se*. In this connection also the behaviour of horn in the crosses between the same spf of var. *peraferum* and var. *cornutum* with other varieties may be mentioned. The ratio of about 2 : 1 was again found in the cross with *vulgare* Type in fam. 19/25 and in the cross with var. *ramocristatum* in fam. 17/25 and in the cross with var. *spirale*, fam. 20/25. The var. *cornutum* crossed with var. *ramocristatum* gave slightly more horned.

A similar type of arrested growth occurs also on the basal part of the frond (i. e. side pockets) the result being a pocket-like formation usually without horn formation or the reverse (Fig. 18 *C*). Occasionally more than one pocket on each basal lobe is thus formed. Side pocket formation occurs only where there is apical pocket formation, but apical pocket formation may occur without side pockets being present. No horn or side pocket formation occurs in the crenated types though on type II occasionally a bulbil is formed in the place where side pockets or horn should have been situated.

It appears that the unbranched horned type with side pockets (type VII) as well as the unbranched horned type without side pockets (type I) give rise to both type VII and type I.

Some plants of the branched horned type X, without side pockets. give exclusively type X without side pockets, i. e. $1002^{40}$ 6 plants and $1002^{41}$, 14 plants. Other plants of the same type give both plants with and plants without side pockets, i. e.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| plant | $1002^{16}$ | gives | 4 | with | and | 5 | without | sidepockets. |
| » | $1002^{128}$ | » | 1 | » | » | 7 | » | » |
| » | $1002^{109}$ | » | 14 | » | » | 96 | » | » |
| » | $1002^{101}$ | » | 40 | » | » | 82 | » | » |

Pocket formation occurs on any type of basal lobe. Thus for instance $1002^{48}$, type VII, gives 20 plants of the same type and 1 plant with drawn-out basal lobes with side pockets.

There is also a similar type of growth which occurs along the edge further up the fronds of the cornute forms, especially around the more apical part (see Fig. 8 *I*) for instance in fam. $1002^{128}$ and $1002^{16}$. This type of development is only found together with apical pocket-horn formation though in fam. $1002^{40}$ for instance a plant of type III a was

found to possess the character in conjunction with a slight discontinuous submarginal fold (see below).

The pocket formation is very striking when occurring around the edge of the whole lamina of the branched type X as observed in fam. $1002^{109}$. The middle portion of the entire edged branched fronds, i. e. the part between the basal lobes and the branched part, may or may not be constricted and in either case may occasionally have a slight and disrupted submarginal fold near the edge. In type V the fold is more continuous and does not lead to a clear pocket formation. (The character is not developed together with any other peculiarity of the edge at the part affected, as in 1007 for instance). This slight submarginal fold may also occur on the basal part or further up, along the edge of the branched part; further it occurs here and there as an isolated short ridge on the entire edged fronds of type III or between the branches of this type. Such separate short ridges along the lamina or between the lobes are probably the result of local retardations of growth similar to those causing the developments of pockets or horn on the basal lobes or at the apex of the frond, though of less degree. In type I and X a thus, in some plants, minor pockets are formed all along the edge. Such a fold never appears on the crenate types in this family. But the factor for apical retardation (as seen in the cornute forms) does not affect the crenate and the entire forms in quite the same way. Bearing this in mind it may be expected that similar local retardations along the edge and on the basal part of the crenated type should only at the best be apparent through protrusions of veins. This fails to occur probably through the development of crenation (for actual occurrence of bulbils at these points, see page 163).

## 11. THE SORUS.

The systematically important features of the *sorus* may be referred to its constitution, position, individuality and protection. We are here only concerned with the three last categories.

*a*) *A definite position of the sori in relation to the leaf blade* is a characteristic of species, genera or even larger groups. In *Scolopendrium vulgare* the sori are as a rule dispersed over the whole or parts of the frond, in furcated and branched varieties also at the apical parts as well as the basal part, whether this is specially developed or not. Typically they are confined to the lower surface of the frond, as in the rest of the genus (see Fig. 17). Deviations, i. e. a continuation of the sori along the margin or to the upper surface, are found in many

varieties and are the result of unequal development of the two surfaces, the development of a marginal or intramarginal fold or contraction of parts of the frond etc.

A continuation of the sorus from the lower surface along the edge may be seen in spf ref. no. 25 (Fig. 4 *A*) and ref. no. 23 (Fig. 4 *F* and 19 *B*). The sori are developed in a typical position on the under surface and continue to the upper side of the marginal fold; or more often they develop only on the upper side of the marginal fold, on the continuation of the fertile veins, their position being oblique or parallel to the margin. In old fronds the more or less continuous band of ripe sori on the upper side of the shelf-like fold round the edge of the frond gives it a peculiar appearance (see spf ref. no. 23, Fig. 19 *B*, Pl. II).

Another interesting type of development is found in type 9 of family 36/25 (Fig. 20 *B*, Pl. III) and has previously been described (page 150). *The two sori which face each other protrude in a »pinnate» manner, and continue over the apex of the »pinna» down the corresponding part of the upper side*, i. e. covering the same area of the present upper and under surface. The indentations of the margin that occur here are situated, contrary to what is seen in any other form of *S. vulgare*, between the branches belonging to the same primary vein, the curious fact being that no indentation of the margin occurs between the outermost branches of successive primary veins, i. e. between the two sori which open towards each other, as usually occurs in *Scolopendrium*. This is probably due to the fact that the development giving the indentation of the edge here is not the same as in other crenated or laciniate varieties, but is, as has already been pointed out, the result of some peculiar mode of growth leading to a reduction of the upper surface, a development also specially affecting the part between the two branches of the same primary vein (Fig. 22 *G*). *This gives the edge a pinnate appearance, each pinna consisting of one turned over double sorus.*

Again, a dislocation of part of the sorus is effected if the ridge or intramarginal fold on the under-side crosses the sori, as it does in many types, for instance in the family 50/25 (Fig. 11 *A*—*B*) in the progeny of spf no. 9 (Fig. 6 *A*) and spf 112/24 (Fig. 21 *E*—*F*). In the latter, a hybrid between the supra-soriferous submarginal spf ref. no. 22 and the *vulgare* Type, the simultaneous development of fold, incision of edge and disruption of sori is well illustrated. The sori are also continued over the edge to the upper surface where the incisions occur, but do not occur further in on the upper surface, as in the homozygous spf ref. no. 22. Moreover when the fold on the under-side is specially

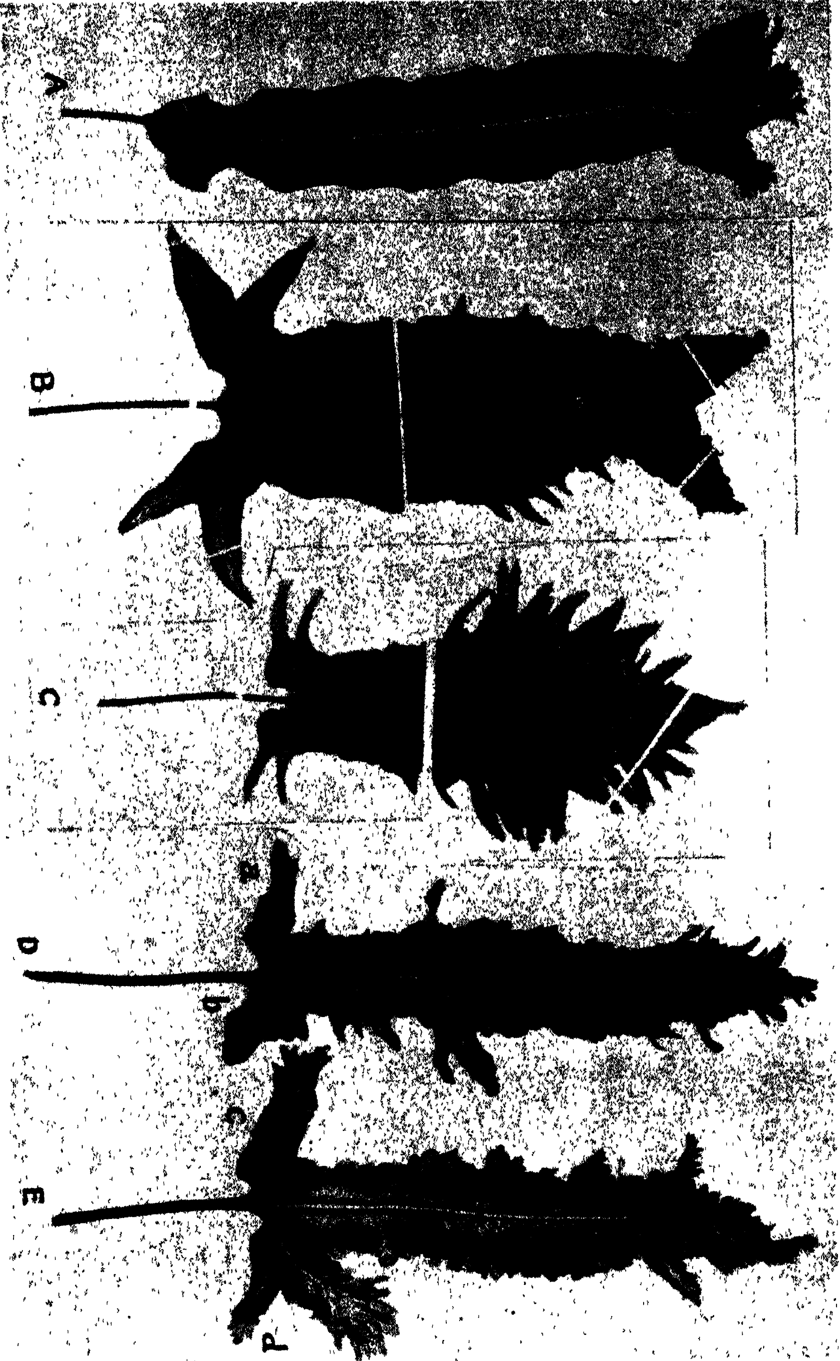



Fig. 17. Various fronds showing position of sori and branchings.

well developed as in type 8 of family 36/25 and it crosses the sori, parts of these are not dislocated but each sorus continues over the ridge. Accordingly *spiny-looking protrusions are formed all along the top of the fold consisting of the folded-back sori*, which thus cover the same area of both sides of the fold on the dorsal side of the frond (Fig 20 *A*, *b*, Pl. III).

In other varieties deviations from the typical position are the consequence of, or are correlated with, several types of lobing, crenation,

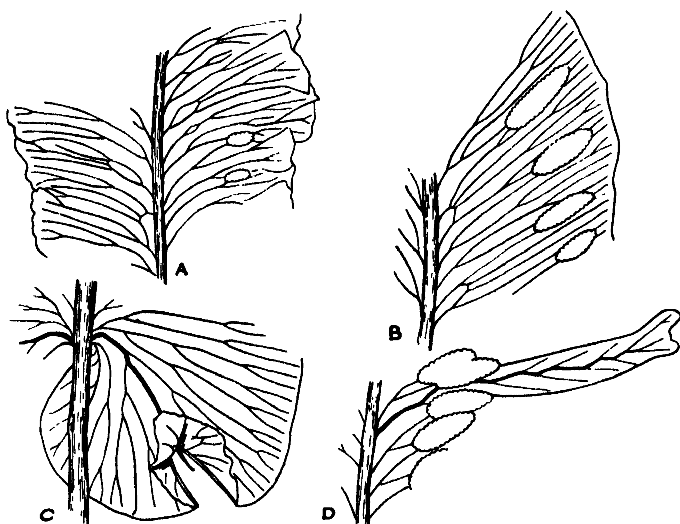



Fig. 18. *A*, section of frond of a crenated type showing anastomoses of veins. *B*, section of frond of *vulgare* Type with anastomoses of veins. *C*, basal lobe with strengthened vein and horn (protruding vein). *D*, side lobe with sympodial venation.

incision of the edge etc. As a result of crenation of the edge for instance in spf ref. no. 20 the sori are exposed at the margin on the *upper side* of the frond (Fig. 4 *B*).

The position of the sori on the *upper side* of the frond is very rarely met with in ferns. One of the few cases is a probable variety of *Aspidium aculeatum*, described as *Aspidium* (*P.*) *anomalum* from Ceylon. Here the normally constructed sori appear near the sinuses of the pinnae on the upper surface instead of on the lower surface. Other instances are found, for instance in *Polypodium lepidotum*, *P. proliferum* and occasionally in *Asplenium Trichomanes*. Nothing is known here regarding the inheritance of the character. In *Scolopendrium vulgare* it frequently happens that sori are produced on the upper side of the

frond, distinctly *within the margin*, and where there are no corresponding sori beneath (see for example spf ref. no. 22, Fig. 4 *D* and Fig. 19 *C*, Pl. II) in which case their development is correlated with the mode of development of the upper surface characteristic of these varieties, i. e. types of murication. This position is however only found in some of the muricated types investigated, and where found is constant. The sori are situated in the depressions of the upper surface and possess *no perceptible indusium.*

One of the best instances of the sori occurring regularly on both surfaces of all fronds of the plant is illustrated in Fig. 21 *A*—*D* which represents sections of a frond of the hybrid between spf ref. no. 22 and an unbranched spf similar to the one here described. The fronds are abundantly and typically soriferous on the under-side, each or most of the sori continuing over the edge to the upper surface; each sorus covers a corresponding part of the lamina on both surfaces, in this way reaching nearly up to the costa. The margin in this hybrid is irregularly incised, a scarcely perceptible fold may occasionally occur at the immediate edge of the underside. The upper surface is slightly uneven.

Occasionally however on absolutely smooth surfaced and entire edged varieties also a similar state of things is found, but it is then only a modification.

*b*) As a basis of classification the *situation of the sorus in relation to venation, the relation of the sori to one another, to the costa and to the edge of the frond* is of the utmost importance.

In the type of *Scolopendrium vulgare* (Fig. 22 *F*) it is seen that the primary veins arising from the midrib bifurcate twice or sometimes more, the primary veins and their branches extending parallel with each other to the margin. As a rule the veins are free. On the outermost branches of each group and facing outwards from the centre of the branch system of each primary vein are the well known linear sori. The sori connected with the successive primary veins face one another and the consequence is the typical arrangement for *Scolopendrium.* The sorus is always situated along the fertile vein; this applies also to the branched part in the varieties where branching occurs and to the long protruding side lobes of the middle portion in other varieties. In the side lobes of var. *sagittatum projectum* the relation between the elongated primary vein and its furcations is similar to that between the midrib of the frond and the primary veins as already described, i. e.

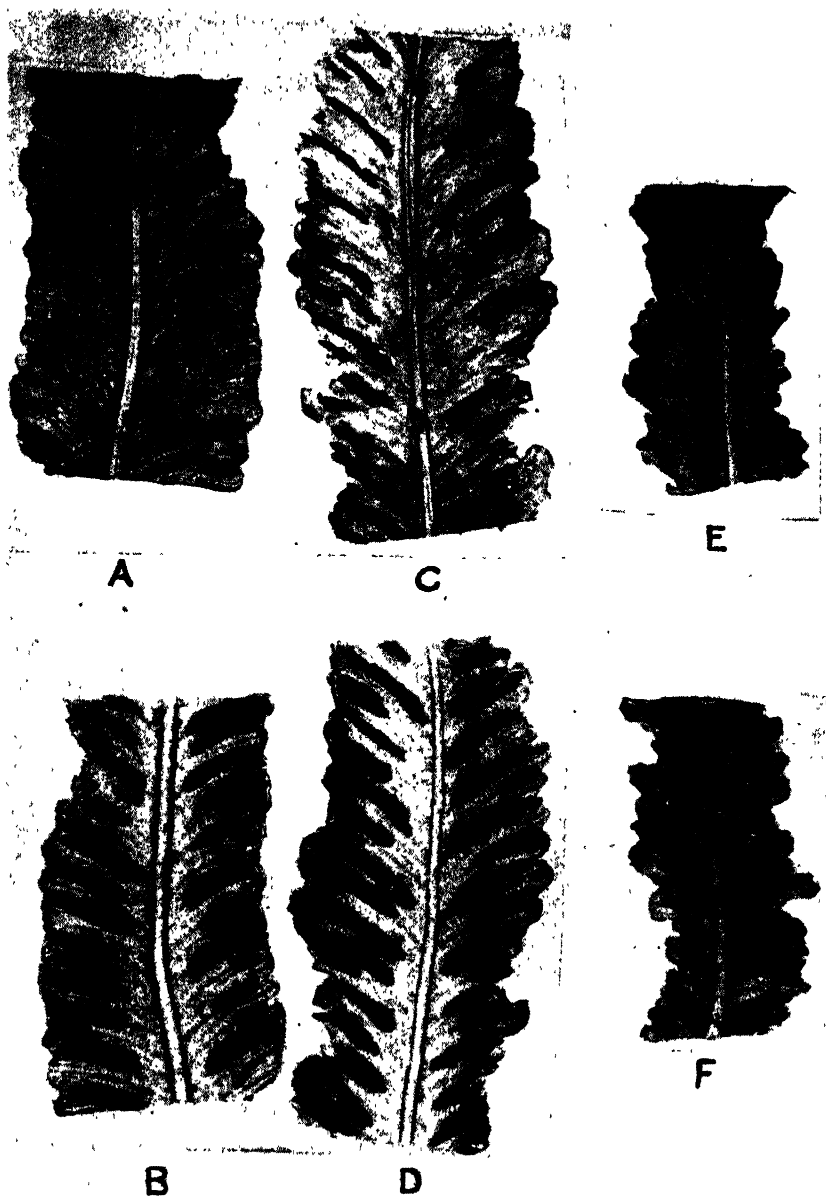



Fig. 21. *E*, upper surface of frond of the $F_1$ from spf ref. no. 22 × *vulgare* Type. *F*, under surface of part of the same frond as *E*, showing submarginal fold, incision of edge and disruption of the sori. *A* and *C* upper surface, *B* and *D* under surface of sections of fronds of a hybrid between spf ref. no. 22 and one similar to the one here figured; showing the sori on both surfaces.

the sori have the same position with respect to one another, to the margin and to the main vein (see Fig. 17 *D*).

The degree of branching and length of the branches of the primary veins is correlated with the width of the lamina, and differs in the varieties in various ways from the *vulgare* Type. The simplest type is found in narrow entire-edged forms like 44/25 type 5 (Fig. 22 *A*), where the primary veins are unbranched or only once furcate. This is also the case in narrow crenated types like $44^4/25$ (Fig. 16 *D* and 22 *B*) where there is one indentation of the margin between each primary vein (thus one vein supporting one lobe). The unbranched primary veins may develop sori, two successive sori then always opening towards each other (see Fig. 22 *A*). As a rule however fronds are more soriferous when the primary veins are furcated than when they are not. From this simplest type of furcation to the highly furcated veins in the broad lamina such as for instance the *vulgare* Type (Fig. 22 *F*), 36/25 (Fig. 14 *B*), vars. *plumosum* and *sag. proj.* (Fig. 2) every intermediate degree exists as represented in various types. The deepest indentations of the margin (see Fig. 22 *C—E*) are as a rule between the outermost branches of the primary veins. Deep sinuosities occur both in types with simply furcated veins and in those with a higher degree of furcation of the primary vein. Apart from this, various types of development of the edge occur, i. e. minor sinuosities, in which case each veinlet of the last order supports a small lobe. Evidently the mode of growth and division of the veins is correlated both with the growth of the lamina between the veins and with the development of the margin. Thus the development of a crenated edge in relatively narrow fronded varieties may involve the development of as much branching of the primary veins as is seen in much broader entire edged fronds, though the branches are shorter. Thus we cannot consider the inheritance of different types of secondary venation apart from development of margin or width of lamina. A further consequence is that the *position, shape and size of the sorus will differ according to venation — width of frond — marginal development. From this it follows that a particular kind of sorus, as for instance the one illustrated for a certain type of fam. 1003 (Fig. 25 and 26) cannot develop on an entire edged broad frond.*

The extreme reduction in venation and width of lamina together with transformation and displacement of the sori occurs in family 1003 (Figs. 23—26). In plants with relatively broad fronds (Fig. 23, *A* upper-, *B* under-surface) the two sori which in the *vulgare* Type are in

close proximity and open towards each other are still seen to do so in parts (Fig. 23 *A*—*B*, Pl. IV). The next step is illustrated in Fig. 24 *A*. The primary vein furcates close to the costa, the two branches at a relatively wide angle to each other. Each branch or veinlet is undivided and supports a minor lobe, following in its upper part the edge of the deeper indentation and there developing the sorus. The sorus thus opens towards the edge of the frond and is in proximity to its counterpart, though usually it does not touch it as it does in the *vulgare* Type.

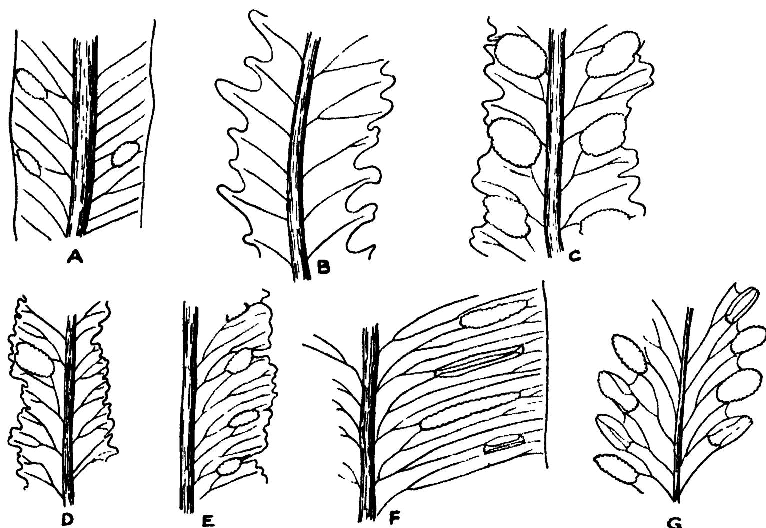



Fig. 22. Illustrating venation in relation to leaf blade and to position of sori. *A*—*E*, some of the varieties. *F*, *vulgare* type. *G*, type 9 of fam. 36/25.

With a narrowing of the lobes and greater distance between them, the typical pairing of the sori is no longer perceptible. The indentations are now so broad that the two sori which normally open towards each other now lie at an angle to each other, following the edges of the frond and opening outwards (Fig. 23 *C*, Pl. IV).

With the narrowing of the lobes great irregularity as to the point of branching of the primary vein is found (Fig. 24 *B*). The vein may branch near the costa or further up on the pinna, the secondary branches in the latter case running close and parallel to one another along the narrow lobe, or the two secondary veins are fused together, in which case *the two sori belonging to different pairs* (i. e. to the same primary vein) *will be situated back to back*, the introrse one inserted higher up than the extrorse one. Simultaneously with fusion of the

veins, the pinna-like lobes become still narrower and more reduced in length (Fig. 24 *C*). They are seen to consist of scarcely more than the primary vein, which protrudes outside the rest of the leaf margin. Occasionally the very apex of the vein may be clearly furcated, but more often is not distinctly so. The sori are placed at the base of the pinna-like protrusion *back to back* and are of about *equal size*. The distance between the two parts of the original double sorus (= the two sori which open towards each other in *vulgare* Type), i. e. the expanse




Fig. 24. Sections of fronds of the narrow type in fam. 1003, showing shape and position of the sori, venation and diminution of leaf blade. In *C* the back to back sori.

of lamina between successive primary veins, is big compared with what is found in the *vulgare* Type. Simultaneously a reduction of lamina between the branches of each primary vein occurs which, together with the vein fusion, causes the back to back position just described.

A further reduction is found in the fronds of some plants as shown in Fig. 25 *A*, where the pinna-like protrusions of the primary veins are reduced to mere knobs, which may to some extent show a fused bifurcation at the extreme apex. (The development is indicated in Fig. 25 *A* where the 2 branches of the primary vein depart unusually early from each other).

Penultimately comes the almost total suppression of the »pinna», i. e. the non-continuation of the veins above the sori in the extravagant forms with a very narrow lamina (see Fig. 25 *B*). The primary vein proceeds unbranched to the edge of the lamina and does not perceptibly

protrude outside the margin. The sori of successive primary veins, which usually open towards each other, are now situated so far apart that they can scarcely be thought of as »belonging together». (See also Fig. 24 *C* and 25 *A*). At the same time, owing to the non-development of »pinnae», the narrow lamina and the angle of the primary veins to the edge of the lamina, the back-to-back sori are very *unequal in size and position*. The extrorse sorus is placed more or less parallel, at least very oblique, to the margin and costa, following the main direction of the primary vein. The introrse one is inserted *at right angles* to the extrorse one (but still *partly* back to back) because the primary vein furcates just at the margin, the introrse secondary vein being extremely short and fused with the primary vein, thus at this point turning outwards. For the same reason the introrse sorus becomes *very short*. Incidentally it appears to be placed at the end of the vein, the extrorse still alongside it (see Fig. 25 *B*).

Occasionally here as in other forms an introrse vein, after having formed a sorus, may continue along the margin, fusing at the apex with the succeeding extrorse vein — this behaviour however has no further consequences.

The final step as seen in certain branched types of the same family (see Figs. 25 *C* and 26) consists in the *virtual absence, or extreme reduction, of the lamina*. The primary veins are very oblique, and the frond has *the appearance of a costa bordered by a disrupted line of consecutive sori, all in a position parallel to the costa*. Furthermore, the shortness and undivided state of the primary veins leads to a unique case: *the frequent development of the extrorse sori only*, a state of things diametrically opposed to that characteristic of, for example, *Asplenium*.

As the instances mentioned above imply that shape and position of the sorus are correlated with the development of various other characters, the inheritance of the types just described may be found under the other characters.

*c*) The *individuality*, i. e. fusion or breaking up of sori has been much discussed in works on ferns. In my experiments on *Sc. vulgare* the narrow-fronded forms in family 1003, just described, demonstrate *the breaking up of the double sorus characteristic of the genus Scolopendrium*, the placing back to back, at an angle and finally end to end of the sori. The sori here, as well as in other varieties, may be placed in various ways in such close proximity that they form more or less continuous bands (for example in spf no. 23) but no instance of genotypically »fused» sori has been observed. The dislocation of parts of

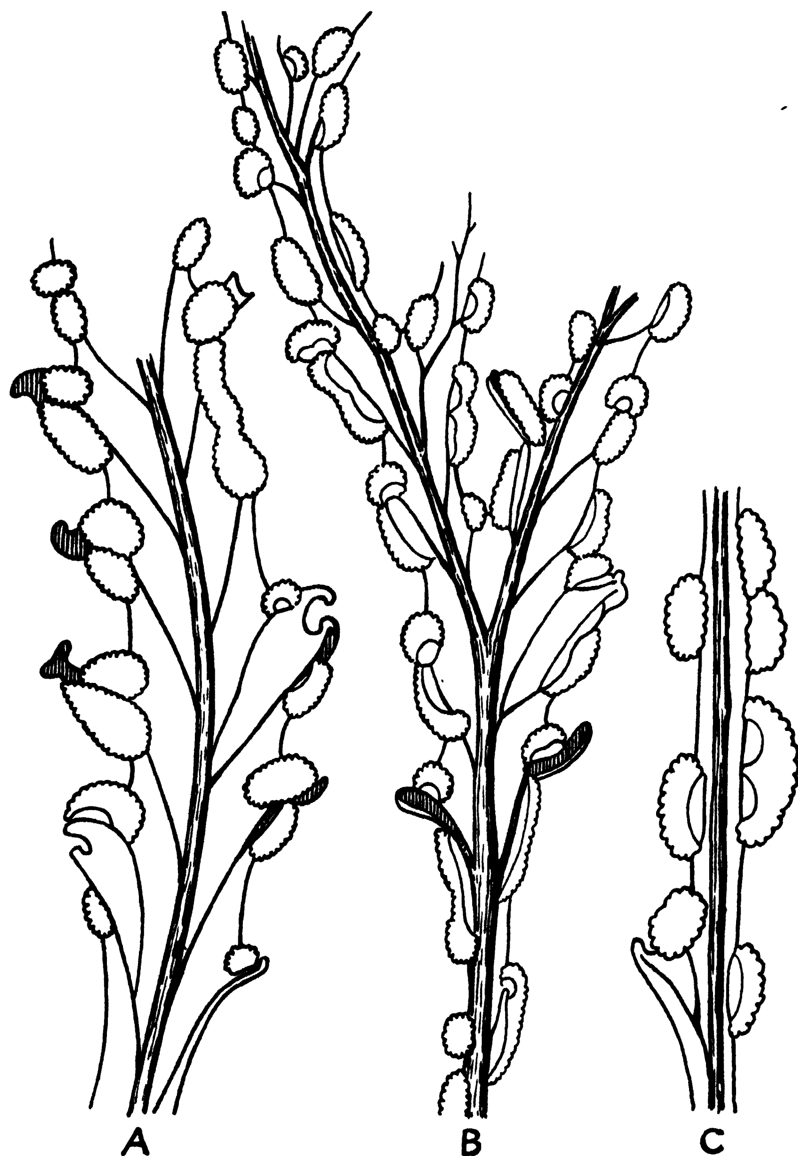



Fig. 25. Further narrow types in fam. 1003, showing shape and position of the sori, venation and diminution of leaf blade. In *A* apical furcation of some veins, protruding in a knob-like way at the edge (see also fig. 24 *C*), the back to back sori at the edge. In *B* unequal size of the two sori, some of which are seen to be partly back to back (i. e. at right angles to one another). *C*, the sori parallel to the rachis.

the sorus as a consequence of the presence of a submarginal fold has already been described.

*d) The presence or absence of* the protective organ, *the indusium,* or its presence in various degrees of abortion, is as a rule a genus character, although as both indusiate and non-indusiate sori are known to occur within certain genera and species, and even on the same plant, the recent tendency has been to pay less attention to this character as one of the »primären Kennzeichen der natürlichen Verwandtschaft».

Absence or partial abortion of the indusium occurs in *Sc. vulgare* on the suprasoriferous forms and in the sori along the edge of some of the crenated forms. Furthermore in forms like spf ref. no. 23 the indusium is very much reduced, *disappearing into the membrane-like edge.*

Such disappearance of the indusium into the membraneous edge may be of interest to note in connection with the views of some authors, who hold that the leaf margin in certain ferns with a sub-marginate or dorsal position of the sorus is developed as a protection of the sorus and is a physiological equivalent of or substitute for the indusium. This substitution of the indusium becomes more complete as it loses its characteristic leaf structure and becomes membraneous. Spf ref. no. 23 illustrates such a thinning off to a more or less membraneous structure of the leaf margin, a development however which does not here afford the usual protection to the sorus, as the sori are placed at the upperside of the membrane.

On the other hand the persistence of the indusium in the narrow, crenated 1003 family plants may be noted; the indusium is also normally developed in the types with protruding sori; 36/26, type 9, is especially remarkably for this.

*The shape of the indusium* agrees with that of the sorus and is thus, with the manner of insertion, of importance as a genus or species character.

## 12. VENATION.

The many different *arrangements of the veins* in the leaf-blade and their mode of branching has been widely used as a characteristic in the systematic arrangement of ferns. This has led to a classification and terminology of the various kinds of venation both for living and fossil ferns, in the latter constituting one of the main diagnostic characters.

Among present day ferns it is quite common to find single genera

and species which have reticulate venation in families or genera characterised by open venation. Thus in the genus *Scolopendrium* some species are characterised by reticulate venation. The type of venation occurring in *Sc. vulgare* Type and in some of the varieties has been described in connection with the development of the sori. It is there pointed out that the veins are as a rule characteristically free. Anastomoses are however occasionally met with in the type (Fig. 18 *B*) and more frequently in the lamina of certain crenated varieties, (see Fig. 18 *A*). In these varieties they have never been observed to affect the position of the sorus. For the regularly occurring fusion of veins see however the description of the narrow frond type in family 1003, where the sori are also affected. For different types of venation and the relation of venation to leaf area see p. 168—170. Generally a reduction of veins of higher order is seen to occur simultaneously with the diminution of width of leaf (see Fig. 22 *A*—*F*). The inheritance of different types of venation therefore coincides with that of shapes of leafblade.

In works on Ferns the relation in development between venation and distribution of growth in the lamina has mostly been neglected or given a purely morphological treatment. An advance in the understanding of the processes involved is mainly due to GOEBEL (1922). A development study of many of the forms described in these experiments would no doubt be interesting in connection with a detailed investigation of the genetical factors involved.

## 13. FERTILITY.

Reciprocal hybrids have in all experiments been alike. The plants are all very soriferous, the spores being normally developed. The only instance of sterility, i. e. the non-appearance of sori, met with occurred in the crispate plants in $F_2$ from *vulgare* Type × *crispum fertile*. Fronds of these plants are thinner in texture than normal fronds. As the families were discarded the assumption that these plants would later become soriferous could not be proved.

I am greatly indebted to Mr. H. G. OSTERSTOCK for his skilful work in connection with the illustrations.

## EXPLANATION OF PLATES II—V.

*Pl. II.* (Fig. 19.) *A* frond with murication following the veins. *B*, upper surface of terminal part of frond of spf ref. no. 23, showing the sori on the membraneous shelf like fold along the edge. *C*, upper surface of spf ref. no. 22, with sori.

» *III.* (Fig. 20.) Types 8 and 9 in fam. 36/25 (exp. 37). *A*, type 8, *a* upper and *b* under side of fronds. *B*, type 9, *a* upper and *b* under surface of fronds. The two sori which face each other are seen to protrude in a »pinnate» manner along the edge, each double sorus continuing over the apex of the »pinna» down the corresponding part of the other side of the frond.

» *IV.* (Fig. 23). *A*, upper and *B*, under surface of frond in fam. 1003, sori exposed at the edge. *C*, upper surface of narrower frond in the same family. Sori situated along the very broad sinuses of the edge.

» *V.* (Fig. 26.) Extravagant type in fam. 1003, showing extreme reduction of lamina and position of the sori.

## LITERATURE CITED.


1. ANDERSSON, I. 1927. Note on some characters in Ferns subject to Mendelian Inheritance. Hereditas IX (Festskrift för W. JOHANNSEN 19³/₂27).
2. BOWER, F. O. 1923—1928. The Ferns, I—III. Cambridge.
3. CAMPBELL, D. H. 1890. Bot. Gaz. XV.
4. DIELS, L. 1902. In ENGLER & PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien I, 4. Leipzig.
5. GOEBEL, K. 1881. Bot. Zeit.
6. — 1915—1918. Organographie der Pflanzen II. Jena.
7. — 1918. Zur Kenntnis der Zwergfarne. Flora, Neue Folge XI—XII. Jena.
8. — 1922. Gesetzmässigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh., Heft 1. Jena.
9. — 1928. Organographie der Pflanzen I. Jena.
10. HOOKER, W. J. 1846—1864. Species Filicum, I—V. London.
11. HOOKER and BAKER. 1868. Synopsis Filicum. London.
12. LANG, W. H. 1923. On the Genetic Analysis of a Heterozygotic Plant of *Scolopendrium vulgare*. Journ. of Gen. XIII, 2.
13. LOWE, E. J. 1856—1860. Ferns, I—VIII. London.
14. — 1864. New and Rare Ferns. London.
15. — 1867. Our Native Ferns. London.
16. — 1895. Fern Growing. London.
17. LUERSSEN, CH. 1889. Die Farnpflanzen. RABENHORST'S Kryptogamen-Flora, III. Leipzig.
18. MOORE, TH. 1859. The Nature Printed British Ferns, II London.
19. PRANTL, K. 1892. System der Farne. Breslau.
20. SCOTT, D. H. 1924. Extinct Plants and Problems of Evolution. London.

## CONTENTS.

# ASSOCIATION AND TYPES OF CHROMOSOMES IN AUCUBA JAPONICA

BY *OLAVI MEURMAN*
PIIKKIÖ, FINLAND

## I. INTRODUCTION.

AT the reduction division the homologous chromosomes from the two parents are normally found associated in pairs owing to their previous synaptic conjugation in the prophases. It is one of the most outstanding and fundamental cytological discoveries that only homologous chromosomes attract each other in this way to form pairs at meiosis. The rapidly growing number of cases, especially amongst plants, where more than two chromosomes have been found to be conjugated have served to confirm this general rule, since it has been proved that, in these cases, more than two homologous chromosomes are present; the organism, in other words, is either a polyploid or polysomic form.

In a few plant groups, however, associations have been found to occur between chromosomes which cannot be considered homologous in the ordinary sense of the term. [The assumption made by TISCHLER (1927, 1928) that non-homologous chromosomes conjugate in the *Ribes* hybrid *R. Gordonianum* has been shown to be erroneous (MEURMAN 1928)]. Especially in *Oenothera* through the numerous interesting publications of CLELAND (1922, 1923, 1926, 1928) and other cytologists it is now well known, that the chromosomes can be associated in rings at meiosis. In some species the ring contains all the chromosomes. In his recent monograph on *Oenothera*, GATES (1928) has emphasized the exceptional nature of its cytological conditions. He says (p. 482): »It appears that we have in *Oenothera* a condition at present unique, in which there is frequently little if any difference in the strength of attraction between homologous and non-homologous chromosomes. Chromosomes which are homologous in a particular species may become non-homologous in the descendants from a cross with another species». Fortunately, phenomena similar to those described in *Oenothera* cytology, have lately been discovered in other plants, some of which apparently are

more suitable for a critical study of the problems involved. »Non-homologous» chromosomes have thus been found associated to form rings or chains at meiosis in *Godetia amoena* and *Godetia amoena* × *G. Whitneyi* (HÅKANSSON, 1925), in tertiary mutants of 2n + 1 *Datura*'s (BELLING and BLAKESLEE, 1926, BELLING, 1927, BLAKESLEE, 1928), in *Rumex acetosella* (KIHARA, 1927), in *Tradescantia virginiana* (STOW, 1927), in *Rhoeo discolor* (BELLING, 1927), and in these latter two and several other *Commelinaceae* (DARLINGTON, 1929 a, 1929 b). From his study of the tertiary mutants of *Datura*, BELLING gave the first explanation of these peculiar associations. He assumes that a segmental interchange has occurred between originally non-homologous chromosomes, which must then result in a changed attraction in the ends of these chromosomes and lead to the new association of several chromosomes in chains or rings. Recently and independently EMERSON (1928), and DARLINGTON (1929 a), have attempted to explain the peculiar cytological conditions of *Oenothera* on this basis. The advantage of such an explanation is that it brings *Oenothera* into line with other plants and animals, and obviates the necessity of postulating special forces in cases of ring formation of the above types. At the same time it gives a satisfactory explanation for the constant position of the chromosomes in the circle or chain, which has been assumed by previous workers from genetical evidence (cf. CLELAND, 1926 a, 1926 b).

In *Aucuba japonica*. I have been fortunate in discovering one more plant, in which ring formations occur. Furthermore, it possesses special advantages for the study of such chromosome associations, because it has been possible to distinguish and classify the different chromosomes comprising the complement, both in somatic and meiotic divisions. In *Oenothera*, *Rhoeo* and *Tradescantia* the chromosomes are apparently of more similar type and either difficult or impossible to distinguish from each other at meiosis. The fact that *Aucuba japonica* is a tetraploid species at the same time gives an opportunity for a further testing of the hypothesis of chromosome interchanges, since in it we should expect the associations into rings or chains to occur in different ways from that in diploid species with ring formation. Considering the importance, both to cytology and genetics of such apparent exceptions to the normal behaviour of chromosome conjugation at the fundamentally important reduction division, it is necessary to try to find a well founded explanation of such ring formation. In this respect I think the chromosome behaviour in *Aucuba japonica* is of more than usual interest.

## II. MATERIAL AND METHODS.

Most of the material studied was obtained from two *Aucuba japonica* THUNB. male plants growing at The John Innes Horticultural Institution, Merton Park, London. Buds were collected at the end of January and the beginning of February 1928, when they contained anthers in suitable stages. Later, additional material was obtained in the autumn by keeping cut branches for a few days in a greenhouse. Some older material from the Botanical Garden in Copenhagen revealed quite similar cytological features, but is not used for the drawings or statistical studies here reported.

The meiotic stages were studied extensively in permanent smears fixed in modified Flemming, but paraffin material fixed in the same solution or by Kihara's method also gave satisfactory results, although the chromosomes in the latter material were somewhat more swollen. (For the formulae see MEURMAN, 1928). The root-tips were obtained from cuttings and were fixed in the above Flemming solution or in Benda fixative. For staining, Newton's iodine gentian violet method was almost exclusively used (cf. HUSKINS, 1927). The imbedded material was cut at 14 to 16 $\mu$.

The drawings were made at bench level, partly with a Spencer fluorite objective 1,8 mm., N. A. 1,25 and comp. ocular $\times$ 25, partly with a Zeiss apochromatic objective 1,5 mm., N. A. 1,3 and the same eyepiece.

## III. DESCRIPTION.

### 1. SOMATIC CHROMOSOMES.

In the root-tip metaphase plates of *Aucuba japonica* ♂ eight different types of chromosomes can be easily distinguished. Each of these types is present four times. The plant is thus considered to be a tetraploid species, additional evidence for which is to be found in the chromosome behaviour at meiosis. The somatic chromosome number is 32 and the basic chromosome number of this species is therefore eight.

Four of each of the eight different types of chromosomes, drawn from favourably situated chromosomes in different metaphase plates, are shown in fig. 1. They thus represent the whole somatic complement and give a better idea of the relative lengths than do the figures of complete plates. The chromosomes of type I are the longest ones, and they average about 8,3 $\mu$ in length. They consist of two unequal parts,

the constriction being sub-terminal. There are four other chromosomes in the somatic complement which are rather similar to those of type I, but the longer segment in these type II chromosomes is about 2 $\mu$ shorter, the total length being about 6,4 $\mu$. The next three types,

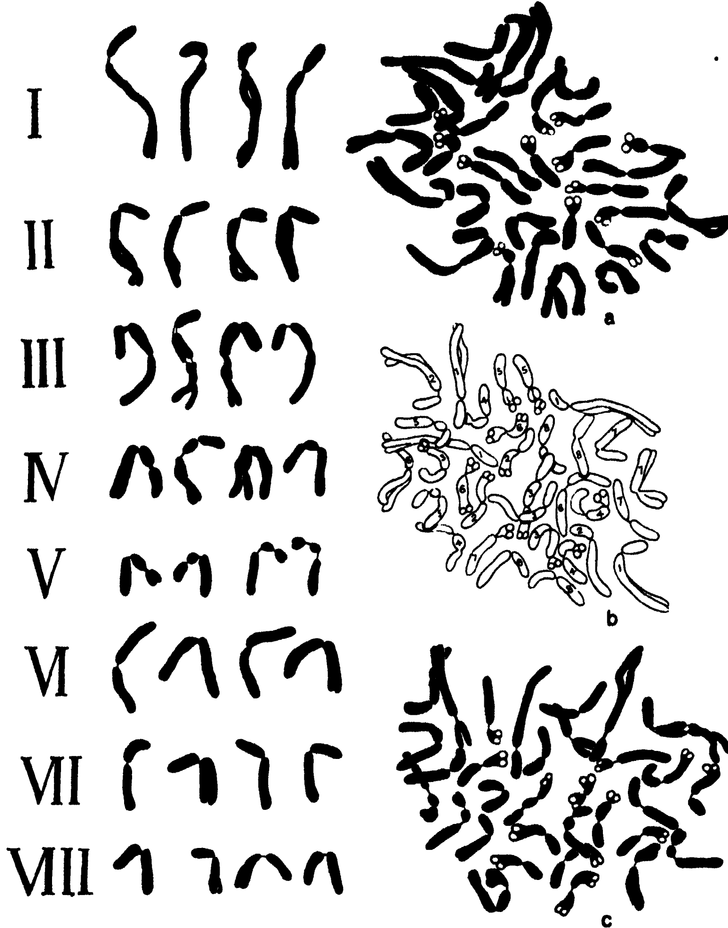



Fig. 1. I–VIII: The eight different somatic chromosome types. — *a—c*. Root-tip metaphase plates where all chromosomes can be classified with regard to their types (× 2,400).

types III—V, are different from the rest in the respect that they are all composed of three segments. They are especially interesting because at the reduction division they behave quite differently from chromosomes with only one constriction, and, as will be described in detail, they have characteristic forms at meiosis which apparently result from

these constrictions. The longest of them, type III, measures about 7,0 $\mu$ and has two adjacent segments of about equal length and the third one appreciably longer. The constrictions are therefore sub-terminally and sub-medially situated. The next type, type IV, shows one median and one sub-terminal constriction. The two shorter segments together are therefore of about the same length as the longest; the total length of these three segments is about 6,1 $\mu$. The type V chromosomes are apparently the shortest of the complement, their total length being approximately 4,1 $\mu$. The middle segment is very short and often almost spherical in shape. Since one of the end segments is also rather short, these two together do not equal the length of the third as in type IV. Type VI chromosomes are about 6,1 $\mu$ long and have one median or almost median constriction. Finally, types VII and VIII are each sub-medially constricted and are of practically the same size. They consequently cannot be distinguished with certainty. From several measurements the length of type VII is estimated at 4,8 $\mu$ and type VIII at 4,1 $\mu$. In none of the somatic chromosomes have any satellites been observed.

Only in very favourable plates is it possible to identify every chromosome with regard to its type, because the arms of at least some of the chromosomes may turn out from the plate and so make it difficult to estimate their total length. The long arms of the type I and II chromosomes especially tend to be turned away from the horizontal position in the plate. The relatively high number of chromosomes also adds to the difficulties. In the three somatic metaphase plates shown in fig. 1, the favourable position of the majority of the chromosomes enables us to classify them with considerable certainty. In the middle plate the type number is marked inside each chromosome.

A preliminary study of the root-tips of several *Aucuba* varieties, including both male and female plants, collected from The Royal Botanic Gardens, Kew, have all given the same chromosome count 2n = 32 and the same chromosome types have been present.

## 2. THE MEIOTIC DIVISIONS.

The prophase stages have not yet been sufficiently studied to allow of a detailed description. The splitting of the pachynema and the wide separation of the two diverging daughter threads strongly indicates, however, that the mode of conjugation is parasynaptic. In this paper only the chromosome behaviour from the first division metaphase onwards will be considered. The interesting question of the mode of

conjugation in plants with ring formation can be better studied in plants with a smaller number of chromosomes. The tetraploid condition of *A. japonica* also adds other peculiarities, not present in diploids, to the study of these stages and so makes it still more complicated.

The meiotic metaphase and anaphase chromosomes of *A. japonica* have distinctive general characteristics. They are strongly coiled string-, rod-, pear-, V- and T-shaped bodies, often in the long chromosomes quite resembling a corkscrew. The spiral structure inside the chromosomes, which can be seen very distinctly in some cases in the smear preparations, is apparently in some way responsible for this coiling, but the windings of the chromosomes are fewer and cannot be regarded as directly coincident with those of the inner spiral.

Although the chromosomes are usually associated into quadrivalents or groups of a still higher order, bivalents are also present in most of the pollen mother-cells. In no cases have pollen mother-cells containing only bivalents been found. Eight bivalents in one cell is the highest number recorded. Usually only from one to four bivalents are to be found and not infrequently all the chromosomes of one pollen mother-cell are involved in groups of more than two chromosomes. The size and shape of the chromosomes is naturally most easily observed in bivalents and therefore in fig. 2 the eight different types previously described from somatic plates are here represented from drawings made of bivalents in side views. The chromosomes of type I and II (fig. 2 *a* and 2 *b*) are more or less rod-shaped when associated as bivalents. The chromosomes of types III to V (fig. 2 *c*—2 *e*), which all possess two constrictions in somatic plates, have here also very distinct appearances. This depends upon the fact, that, almost without exception, they reveal one »interstitial chiasma» (cf. DARLINGTON, 1929 c) at one of the constriction points, the other being the attachment constriction. This kind of chiasma causes the bivalents belonging to this type to have, at the metaphase and early anaphase, one big knot at their middle, which consists of two horizontally situated arms or segments, one belonging to each of the two conjugated chromosomes. At the metaphase these two arms are already distinctly split. This split can best be seen when they are viewed from the top as in two bivalents in fig. 2 *e*, when the middle knot looks like a four-lobed rosette. In the other chromosomes this split between the two chromatids is not usually observable and in the later anaphase also a difference exists between the behaviour of the chromatids in these segments of chromosomes of type III—V and the other chromosomes as will be described.

Although the configuration of the bivalents of types III—V is the same, their size and the minor differences in shape and behaviour enable us, when familiar with the material, to distinguish them from each other in the majority of the pollen mother-cells.

The rest of chromosomes have the ordinary V shape. They are

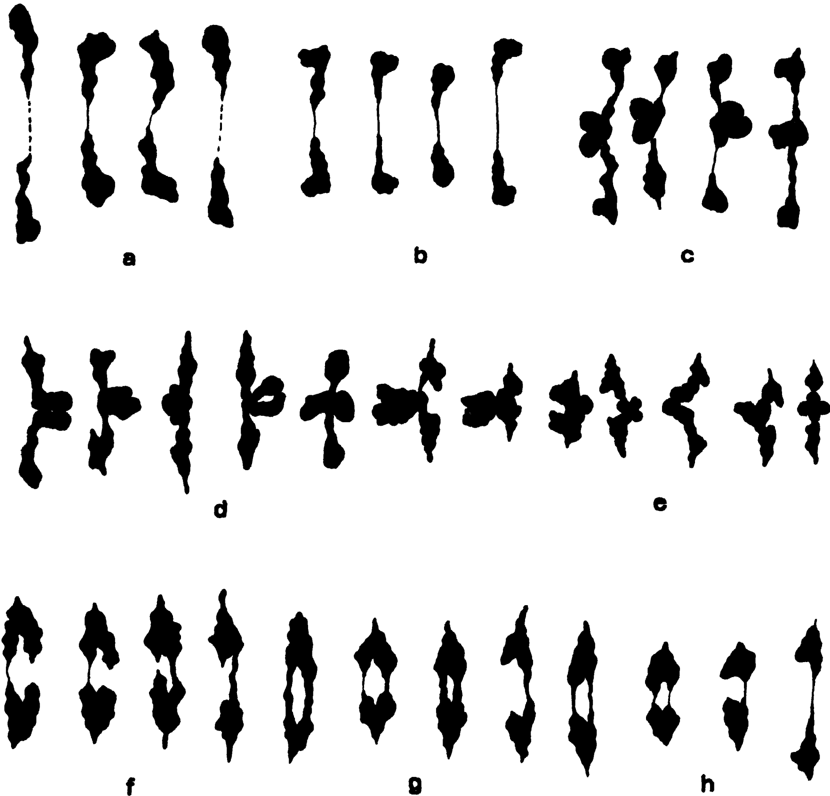



Fig. 2. Bivalents from different pollen mother-cells representing the different meiotic chromosome types. First division metaphase side views. — *a*. Four type I bivalents. — *b*. Four type II bivalents. — *c*. Four type III bivalents. — *d*. Six type IV bivalents. — *e*. Six type V bivalents. — *f*. Four type VI bivalents. — *g*. Four type VII bivalents. — *h*. Four type VIII bivalents (× 2,400).

usually very difficult to distinguish from each other. The similarity or dissimilarity in length and volume in the two arms of the V's in some cases, however, makes it possible to decide if one of these pairs more probably belongs to type VI than to type VII or VIII. An attempt has been made in fig. 2 *f*—2 *h* to group the »*V*» bivalents according to type, but absolute distinction is not claimed. In the following, the

chromosomes of these different types will frequently be referred to as being of the *L*, *T* or *V* type. *L* (or $L_1$ and $L_2$) will be used for types I and II, *T* for the types III—V, and *V* for types VI—VIII.

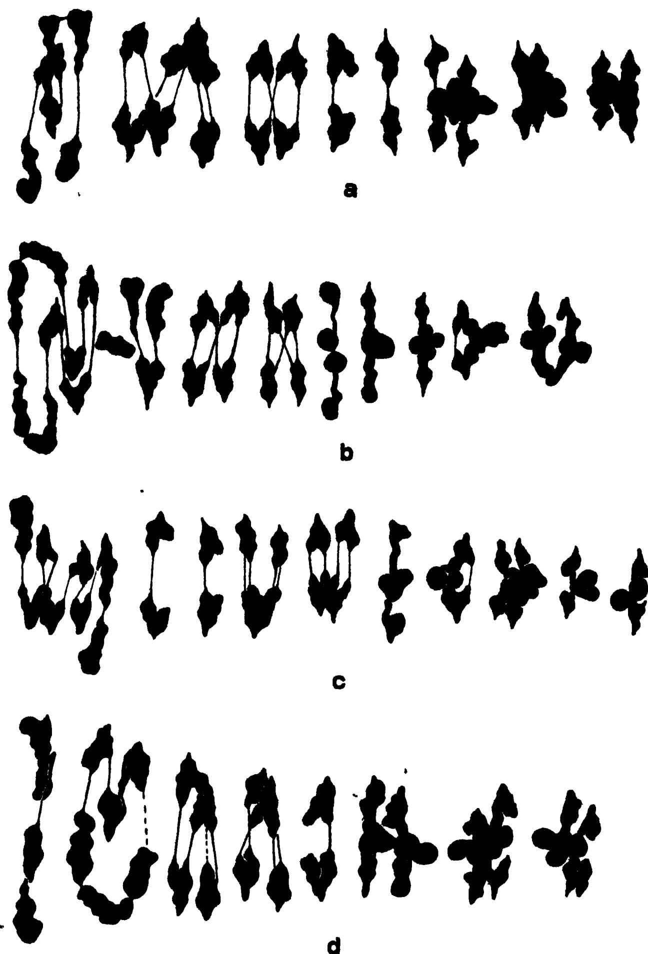



Fig. 3. The whole chromosome complement of four pollen mother-cells. — *a*. Two sexivalents, four quadrivalents and two bivalents. — *b*. One octavalent, three quadrivalents, one trivalent, four bivalents and one univalent. — *c*. One octavalent, three quadrivalents and six bivalents. — *d*. One sexivalent, six quadrivalents and one bivalent (× 2,400).

The whole chromosome complements of four pollen mother-cells at the first division metaphase are shown in fig. 3. The three upper rows are from smear preparations. The lowest row is from paraffin material which accounts for the more swollen appearance of the chro-

mosomes in this pollen mother-cell. The majority of the chromosomes are here found associated as quadrivalents, but in every cell there is at least one ring or chain containing more than four units. The presence of one large group is the most typical. Sometimes, however, two groups of more than four chromosomes occur, but more than two such ones are rare. In the first row of fig. 3 there are two sexivalent groups, the first apparently containing four $L_1$ chromosomes and two $L_2$ chromosomes. The other sexivalent group should therefore contain the remaining two $L_2$ chromosomes and four *V* chromosomes. In the second row (fig. 3 *b*) the octavalent group is clearly composed of four $L_1$, two $L_2$ and two *V* chromosomes in a continuous closed ring. The remaining two $L_2$ chromosomes are conjugated with one *V* chromosome, forming a trivalent group, and the other *V* appears as an univalent. Similarly in the last two complements the *L* and *V* chromosomes can be recognised. The *T* chromosomes in these pollen mother-cells are mostly associated as quadrivalents and, as emphasized, they are distinct in appearance from the *L* and *V* chromosomes. The *V* chromosomes which are not associated with other types in the large rings or chains also usually form quadrivalents, with zig-zag arrangements of two apparently different types (fig. 3 *b* and 3 *c*) which really depend, however, only upon their alignment relative to the observer. In side views like those in fig. 3 *c* it is sometimes rather difficult to differentiate two *V*'s when one is lying exactly on top of the other. Such a configuration may appear deceptively similar to a trivalent group consisting of one *V* with short rods attached at each of its ends.

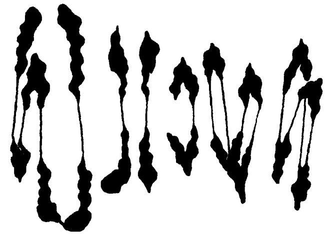


Fig. 4. The *L* and *V* chromosomes from one pollen mother-cell (× 2,400).

One partial complement without *T* chromosomes is shown in fig. 4. The four $L_1$ chromosomes are easily recognisable in the sexivalent chain. The $L_2$ chromosomes here appear as bivalents. In addition there is one *V* bivalent (probably of type VI) and two quadrivalent *V* groups.

A few characteristic quadrivalents composed of *L* or *V* chromosomes and combinations of the *L* and *V* types are illustrated in fig. 5. A quadrivalent chain formed by the union of two *V* shaped chromosomes and a long rod-shaped one at each end is very common and almost always there are then two such groups present which are iden-

tical in appearance. The form and size of the rods makes it clear that they are *L* chromosomes, but sometimes it is uncertain whether they are of the $L_1$ or $L_2$ type.

In the quadrivalents containing *T* chromosomes the association can occur in various ways, examples of which are to be seen in fig. 6. The

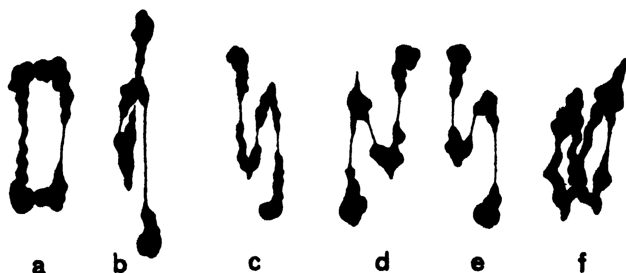



Fig. 5. Quadrivalents composed of *L* and *V* chromosomes (× 2,400).

four horizontally placed arms may be attached at their ends so that a ring in the same plane as the equatorial plate is formed, or only two of these arms may be conjugated at their ends to form the link between the two bivalents of the quadrivalent group. The attachment between

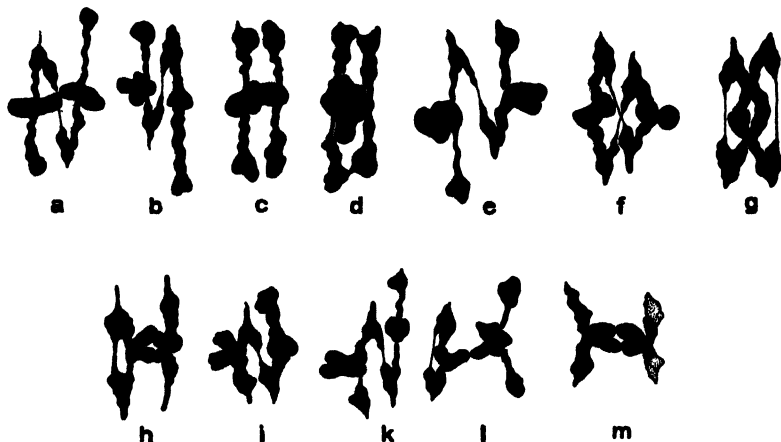



Fig. 6. Quadrivalents composed of *T* chromosomes (× 2,400).

the *T* bivalents may occur between the other ends also; either one or two threads may be seen connecting the *V*-shaped parts of the chromosomes. The last figure in the upper row shows a rather rare form of association. The arms which are usually situated horizontally are here connected both at their ends and at the constriction points. These latter chiasmata occur in this case on either side of the equator. The two

chromatids from the two adjacent chromosomes passing to the same pole, are crossed at the interstitial constriction point. It might be thought that a real crossing over could occur at these points, but as WILSON (1925) states in his criticism of JANSSEN's chiasmatype hypothesis, and as NEWTON (1927) and DARLINGTON (1929 c) have emphasized it is not necessary to assume that in such cases a real break must occur. The connection between chromosomes going to the same pole may persist through interkinesis, as will be shown, and the chromatids may then separate unbroken at the second division.

The upper row of fig. 6 contains quadrivalents apparently formed of type III chromosomes. The first four quadrivalents of the lower row are apparently formed of type IV chromosomes and the fifth of type V chromosomes. The possibility is, however, not excluded, that in some of these groups the two bivalents may be of different *T* types. The size of the chromosomes in some of the quadrivalents seems in fact to indicate this. On the other hand, it has not been possible to find convincing evidence for the existence of sexivalent or higher groups of associated *T* chromosomes only, as would be expected if segmental interchange had occurred also between the different *T* chromosome types. Unfortunately the compactness of these bivalents, on account of their middle knot, makes the interpretation of associations difficult when more than four such chromosomes are in close juxtaposition. In the statistical counts doubtful cases, where it seems that more than four *T* chromosomes might be associated, have therefore been counted as being composed of two independent quadrivalents or one bivalent and one quadrivalent *T* group and so forth.

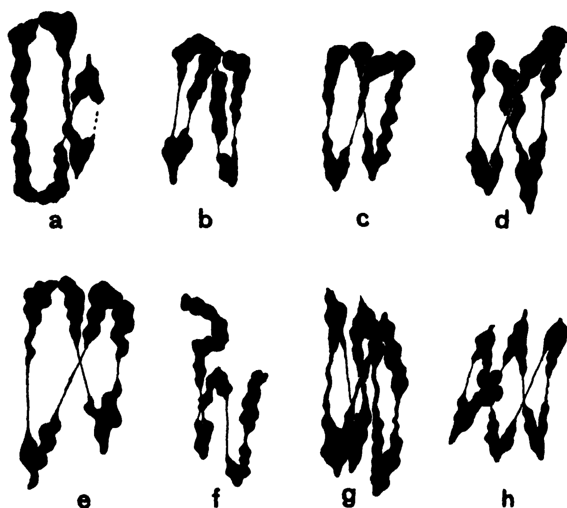


Fig. 7. Sexivalent rings. — *a* – *f*. Groups of associated *L* and *V* chromosomes. — *g*. Zig-zag ring of *V* chromosomes. — *h*. Ring of associated *T* and *V* chromosomes (× 2,400).

This species is, morphologically and in general behaviour, a tetra-

ploid, the sexivalent groups and others with still higher numbers of associated chromosomes therefore clearly indicate, that these associations cannot be explained to be due to the polyploidy only. In fact they are similar to those in other plants with »ring formation» mentioned in the beginning of this paper. In the first sexivalent group in fig. 7 there is one closed circle of four large and two smaller chromosomes. The morphological differences therefore also demonstrate the peculiarity of these associations. In groups *b*—*e* of fig. 7 the long rod-shaped *L*

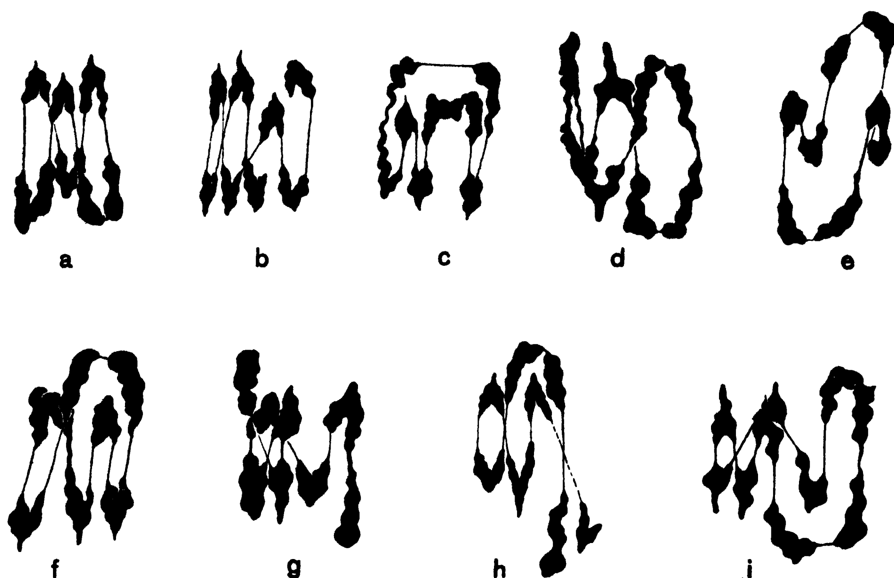



Fig. 8. Octavalent and decimivalent rings or chains of associated *L* and *V* chromosomes. — *a*, *c*, *f*. Asymmetrical rings resulting in irregular numerical segregation (× 2,400).

chromosomes are all going to the same pole and only the two *V* chromosomes in each case to the other pole. Sexivalents of this configuration are common and to them is almost wholly due the high amount of non-disjunction found in this plant. It cannot be stated with absolute certainty whether the long *L* chromosomes in these groups are all $L_1$ chromosomes or not. The possibility that two of them are $L_1$ and two $L_2$ chromosomes is not excluded. Group *g* of fig. 7 shows one zig-zag group of *V* chromosomes, and group *h* shows one where both *T* and *V* chromosomes are included in the zig-zag circle.

Eight octavalent and one decimivalent group, similarly containing *L* and *V* chromosomes joined in chains or circles are shown in fig. 8.

In groups *a*, *c*, *f*, at two places two adjacent chromosomes are going to the same pole as in sexivalents *b*—*e* of fig. 7, thus giving rise to an irregular numerical segregation of the chromosomes. In the group shown in fig. 8 *h* apparently more than the eight chromosomes figured have been associated in a chain, but it was not possible in this case to follow the connections any further. The coiled appearance of *Aucuba* chromosomes can here be seen very clearly especially in many of the long *L* chromosomes.

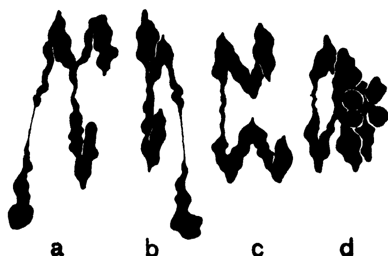


Fig. 9. Four groups from one pollen mother-cell. In three of them are multiple chiasmata, and in the fourth the association of *V* and *T* chromosomes (× 2,400).

Cases where one chromosome is connected at the same end to two different chromosomes, are not rare. In fig. 9 all the groups are from one single pollen mother-cell and in the three quadrivalent groups such associations can be seen. The two first groups are identical in form but lie at slightly different angles to the slide surface. They are each composed of two *L* and two *V* chromosomes. It is evident from the shape of the third group that the four chromosome ends at the middle were earlier all conjugated in such a manner that each chromosome end has been attached with one of its chromatids to one chromosome and with the other to another chromosome. The last group of fig. 9 merely shows another example of conjugated *V* and *T* chromosomes forming a sexivalent group.

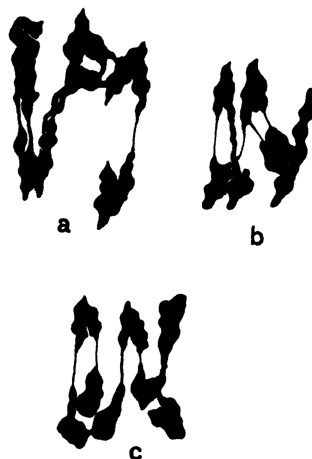


Fig. 10. Groups of rare association types. — *a* and *c*. Lateral chiasmata. — *b*. Connection of a *V* chromosome with a *T* chromosome pair (× 2,400).

In a few rare cases reversal of a segment followed by crossing-over, producing pentasomy, is indicated. The connection of the one of the two chromatids to the middle of a segment in another chromosome shown in fig. 10 *a* is absolutely clear and the »lateral chiasma» in group 10 *c* is also evident. Lastly in group 10 *b* one *V* chromosome is at one end connected by one of its chromatids to one of the *T* chromosomes and at its other end one of the chromatids is connected to a *V* and the other to the other *T* chro-

mosome. This indicates that the attraction in the ends of the horizontal segments is different in these two *T* chromosomes.

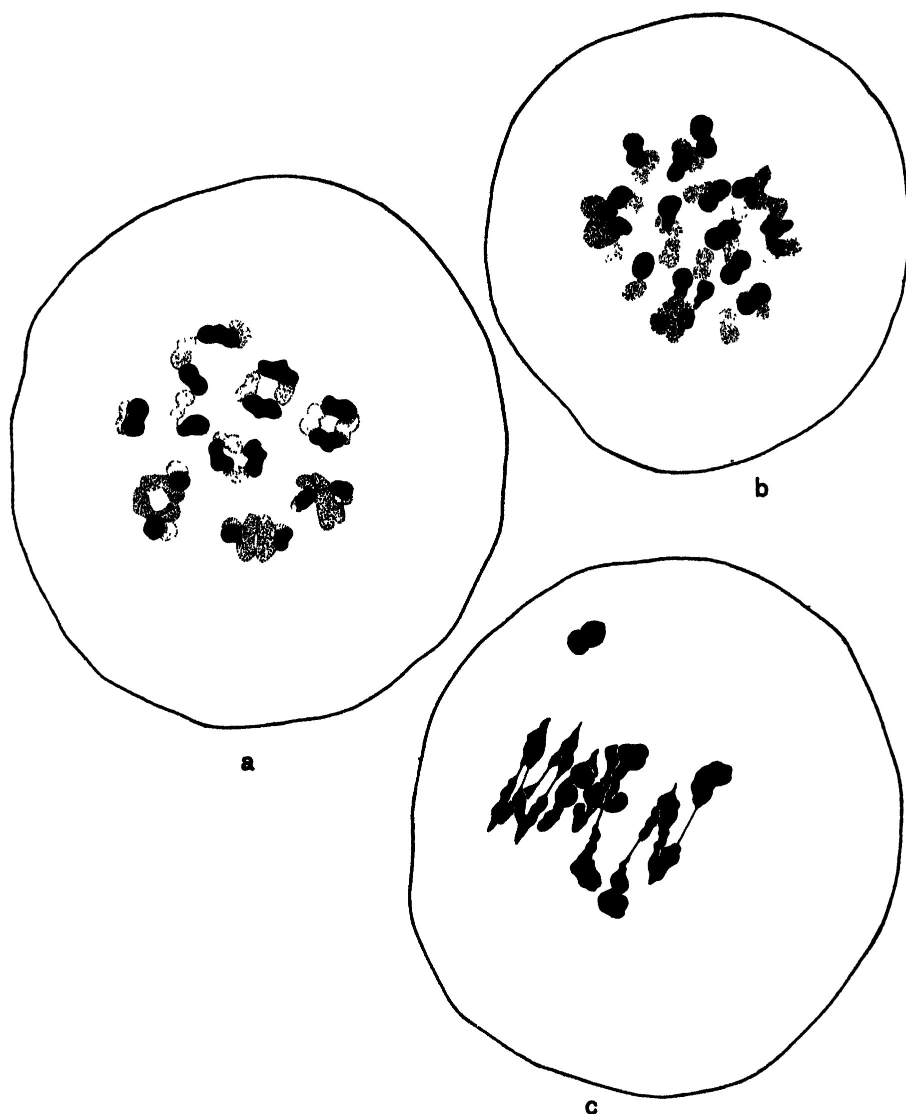



Fig. 11. *a* and *b*. Polar views showing the association of chromosomes in rings or chains. The characteristic *T* chromosome groups are clearly noticeable in both plates. — *c*. Side view with one univalent outside the plate (× 2,400).

In polar views the grouping of the chromosomes can usually be seen quite clearly. In the equatorial plate shown in fig. 11 *a* there are

six quadrivalent groups, one chain of six chromosomes, and one bivalent present. Three of the quadrivalents are composed of *T* chromosomes, and it can be seen that the horizontal segments of these chromosomes are conjugated at their ends so that a horizontal circle is formed. As viewed from the top the quadrivalents composed of *V* chromosomes also form circles, as two of the *V*'s at the upper plate lie transversely over the two at the lower plate. The other polar view (fig. 11 *b*) is somewhat oblique. The three *T* quadrivalents are easily recognisable by their big middle knots. In the group at the right the four horizontal arms form a zig-zag, only two arms being conjugated at their ends

In a polyploid plant of this type the formation of odd numbered chains and the consequent appearance of univalents would occasionally be expected. Thus, a trivalent and a univalent were shown in the pollen mother-cell figured in fig. 3 *b*. Cells with univalents are however relatively rare. Another pollen mother-cell with a univalent lying rather far away from the equatorial plate can be seen in the side view here figured (fig. 11 *c*).

The almost constant formation of interstitial chiasmata in the *T* chromosomes is apparently responsible for their retarded division at late anaphase. At the same time, the two chromatids in the third segment (which was horizontal and split at metaphase and is here, at the late anaphase, nearest the equator) are now widely separated, as can be seen in figs. 12 *a*—*d*. This behaviour makes the *T* chromosomes easily recognisable at this stage. Their associations in quadrivalents is also often still apparent. In these figures the chromosomes are spaced out a little to make the individual ones more easily recognisable, but their relative positions are maintained. In the anaphases the number at the poles very often reveals that numerical non-disjunction has occurred, as 15 and 17 chromosomes respectively can be counted (fig. 12 *a*, *c*, *d*). The association of the *T* chromosomes can here be studied with advantage, as the chromatids inside the third segment are now separated and can therefore be followed individually. Interesting »multiple chiasmata» are thus to be seen in the left hand quadrivalent in fig. 12 *c* and in the trivalent *T* chromosome group in the anaphase side view in fig. 12 *d*. In this trivalent the two chromatids of each of the three chromosomes are conjugated at their ends to two different chromosomes.

The association between the chromosomes going to the same pole as the result of the formation of asymmetrical rings will persist through interkinesis similarly to that described by DARLINGTON (1928) and myself (1929) in polyploid *Prunus* forms. In fig. 13 *a* we have in the

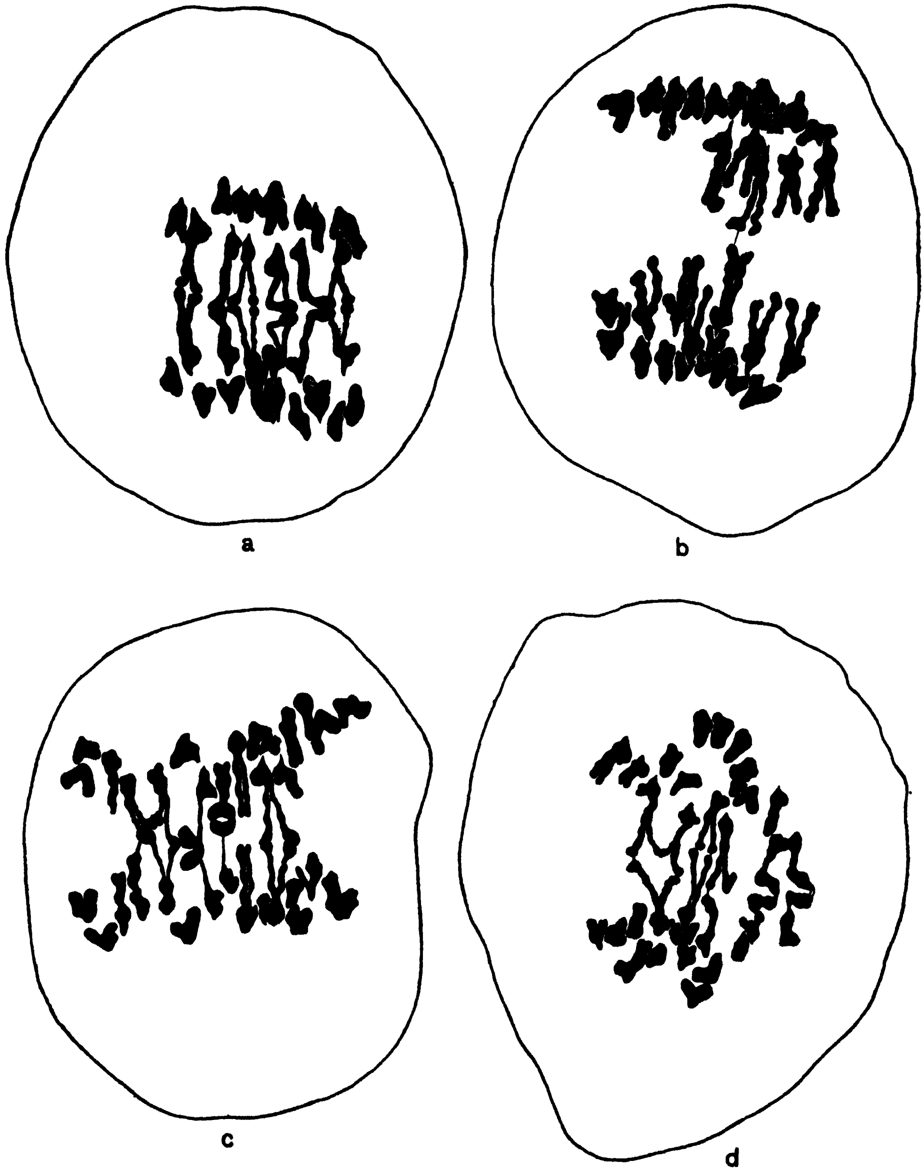



Fig. 12. Anaphase side views. — *a*. The six *T* bivalents lagging between the poles with the chromatids of the third segment separated from each other and with 9 and 11 chromosomes at the poles. — *b*. Later stage where the *T* chromosomes can still be distinguished, segregation 16 + 16. — *c*. One quadrivalent *T* chromosome group with multiple chiasmata and two retarded *T* bivalents still strongly conjugated, segregation 17 + 15. — *d*. One trivalent *T* chromosome group with multiple chiasmata and with widely separated chromatids, segregation 17 + 15 (× 2,400).

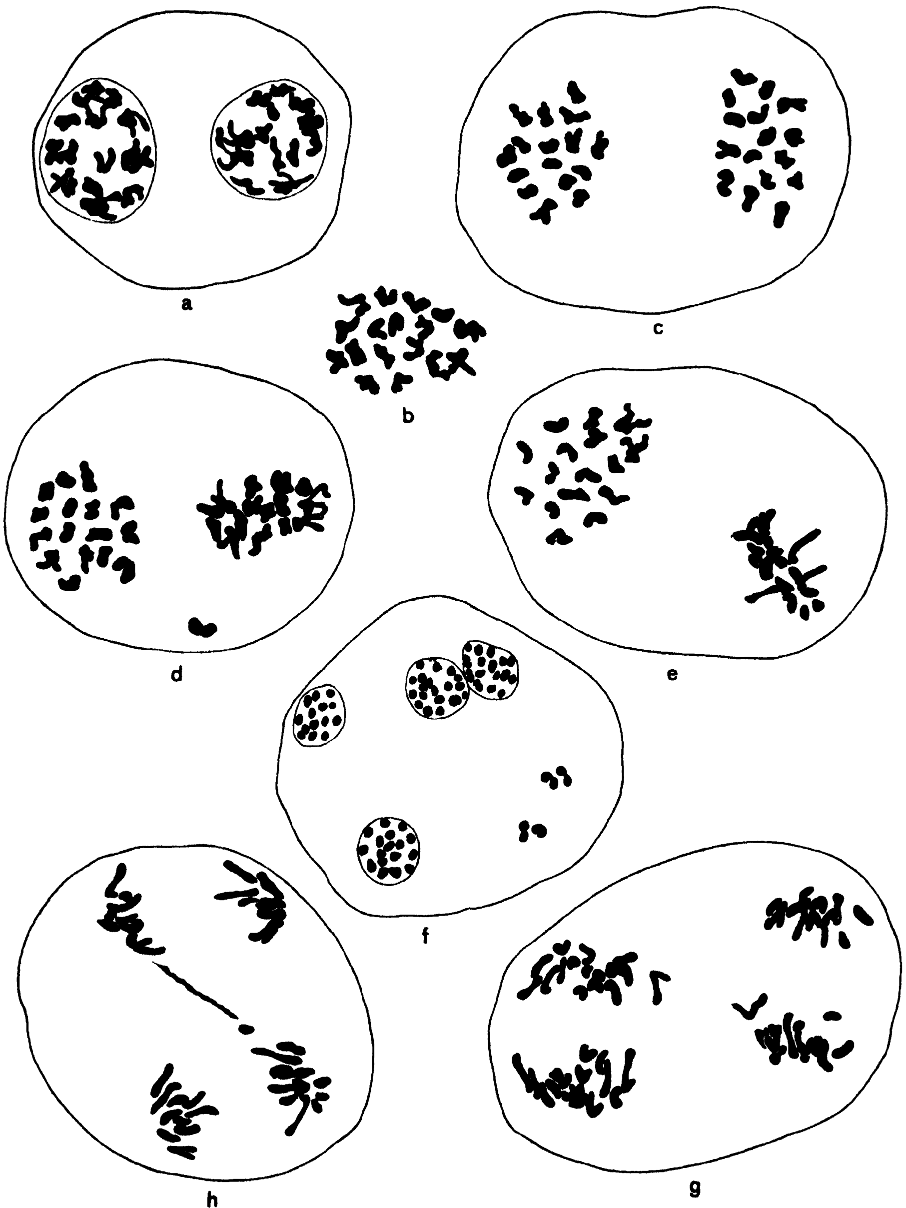



Fig. 13. *a*. Interkinesis with 17 and 18 chromosomes in the two daughter nuclei. A connection between two chromosomes can be seen in the upper nucleus with 17 chromosomes. *b*. Second division plate with 17 chromosomes where a connection between two chromosomes still persists. — *c*. Second division metaphase with 16 chromosomes at both sister plates. — *d*. Second division metaphase with one chromosome left out of the plates. — *e*. Second division metaphase where the plates lie at right angles. — *f*. Young tetrad with chromosomes left out in the cytoplasm. — *g—h*. Lagging chromosomes dividing between the two sister spindles (× 1,600).

two nuclei in the cell at interkinesis 15 and 17 chromosomes and in the latter left hand nucleus near the top two chromosomes can be seen to be still strongly conjugated. Similarly in the second division metaphase plate (fig. 13 *b*) the two chromosomes in the lower right hand corner are undoubtedly still conjugated at one point.

The three additional second division metaphase figures (figs. 13 *c*—13 *e*) demonstrate the forms of the chromosomes at this stage both in polar and side views and in fig. 13 *d* we see 16 and 15 chromosomes at the plates and one chromosome, apparently an original univalent, lying outside the plates. Irregularities of this type give rise to tetrads of the appearance figured below (fig. 13 *f*).

In the two lowest cells at second division anaphase we see a special kind of irregularity (figs. 13 *g* and 13 *h*). Here the original univalent has apparently started to divide at the first division but has been so much delayed that its halves are attracted to different spindles in the second division and lie between them in an oblique position. In the two plates on the left hand spindle of fig. 13 *g* the chromosome number could be counted as 16 and 15. Chromosomes lying similarly in an oblique position between the second division spindles have been described by me (1928) in *Ribes succirubrum* also, although there it was caused by the delayed division of a bivalent.

Pollen mother-cells with very abnormal behaviour have not infrequently been observed lying amongst young tetrads. These retarded cells almost certainly must be regarded as associated with the formation of restitution nuclei after the first division (cf. ROSENBERG, 1927). Cells are found in which all the 32 chromosomes are arranged in one plate dividing as shown in fig. 14 *a*. Instead of giving rise to dyads as would be expected, the chromosomes, 64 in number, are now to be found scattered over the cell in a more or less irregular manner (fig. 14 *b*). Later they group themselves in several nuclei with different numbers of chromosomes (fig. 14 *c*) and one can frequently find hexads, octads and so forth, often with two or three nuclei in one cell. Many pollen grains of abnormal size occur, but really giant grains have not been found, which also confirms the assumption that dyads are not formed after these irregular second divisions in which all the chromosomes are arranged in one plate as the result of restitution nucleus formation.

In studying different kinds of irregularities or chromosome groupings it is necessary to note the frequency with which they occur because only thus can an adequate notion of the importance of such

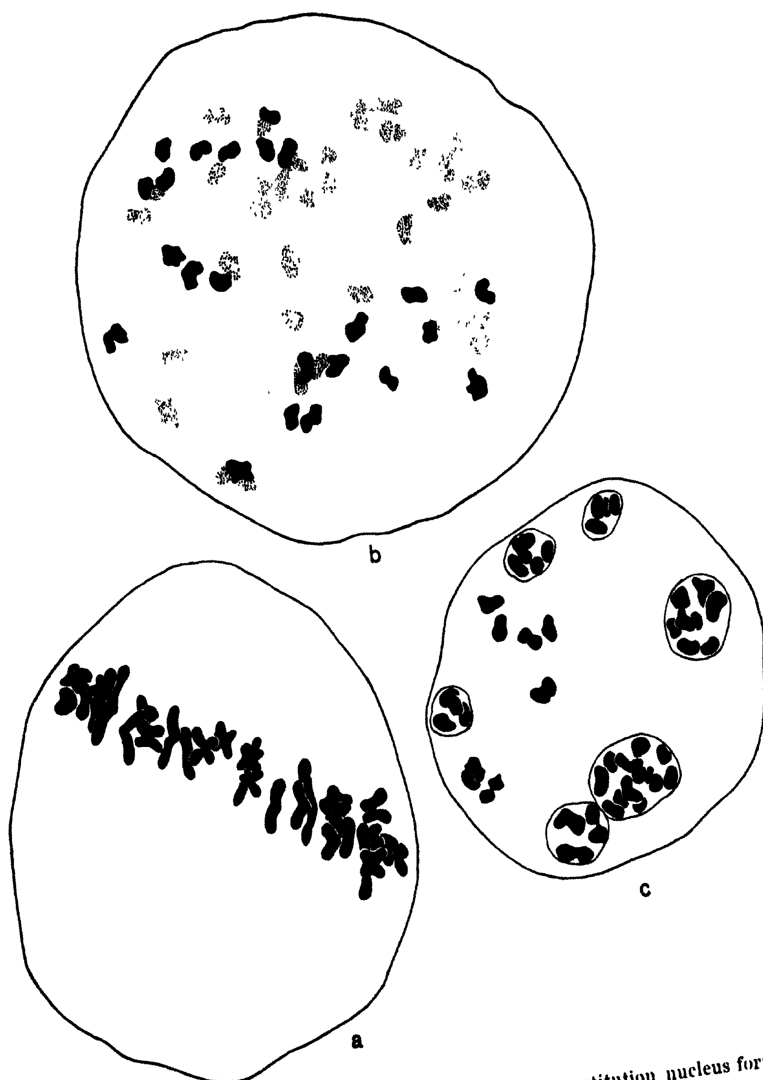



Fig. 14. Irregular behaviour of pollen mother-cells after restitution nucleus formation. — *a*. The 32 chromosomes in one plate dividing equationally. — *b*. Later stage with 64 chromosomes scattered all over the cell. — c. Chromosomes collecting themselves into several nuclei (a part of the cell with a few nuclei is cut away by the knife). (× 2,400).

findings be reached. *Aucuba japonica*, although in many respects very favourable for the study of chromosome associations in groups, has a relatively high number of chromosomes and therefore only in cells which are very well fixed can all the associations between all the chromosomes be followed. Also, only uncut cells can be taken into account in a study of phenomena of this kind. Extensive data can therefore not be expected. Smears have mostly been used for the data presented in the following tables. The first of them (Table 1) shows the number of univalents, bivalents, trivalents and such groups in 78 cells. The type of the chromosomes in these groups is also given as $L_1$, $T$ or $V$; the $L_2$ chromosomes are here counted as $V$'s because in rings the distinction between these two types cannot always be made with sufficient accuracy. It can be seen that univalents and also all the odd numbered groups are rare. Another feature is that the majority of the $T$ chromosomes are to be found in quadrivalent groups, $T$ bivalents being relatively less common than $L$ or $V$ bivalents. In the higher groups such as sexivalents, octavalents and decimivalents $L_1$ and $V$ chromosomes are chiefly

TABLE 1. *Statistical data from 78 whole chromosome complements in pollen mother-cells of Aucuba japonica.*

| | Univalents | Bivalents | | | Trivalents | Quadrivalents | | | | | Quinquevalents | Sexivalents | | | Septivalents | Octavalents | | | | Nonevalents | Decimivalents |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $V$ | $L_1$ | $V$ | $T$ | $V$ | $L_1$ | $L_1+V$ | $V$ | $V+T$ | $T$ | $V$ | $L_1+V$ | $V$ | $V+T$ | $L_1+V$ | $L_1+V$ | $V$ | $L_1+V+T$ | $V+T$ | $L_1+V$ | $L_1+V$ |
| Number of univalents, bivalents and multivalent groups | 2 | 48 | 136 | 55 | 5 | 3 | 32 | 124 | 1 | 201 | 1 | 20 | 12 | 5 | 1 | 21 | 10 | 1 | 1 | 1 | 5 |
| The same calculated as pairs | 1 | 48 | 136 | 55 | 7½ | 6 | 64 | 248 | 2 | 402 | 2½ | 60 | 36 | 15 | 3½ | 84 | 40 | 4 | 4 | 4½ | 25 |

found together. To make comparison possible the chromosomes found in different combinations are calculated as pairs and the numbers thus obtained are to be found in the lower row of Table 1. The difference between $T$ and $L_1$ chromosomes in their association into groups can for instance now be seen still clearer. Of the 468 $T$ pairs, 402 are to be found in quadrivalents, 55 as free bivalents, and only 11 have been found in mixed groups, whereas of the $L_1$ chromosomes the majority of the 102 pairs are found in mixed groups, only 48 occur as bivalents

TABLE 2. *The frequency of univalents, bivalents and multivalent groups calculated as pairs.*

| | All pairs | | Without $T$ pairs | |
|---|---|---|---|---|
| | Number | Per cent. | Number | Per cent. |
| Univalents | 1 | 0,08 | 1 | 0,13 |
| Bivalents | 239 | 19,15 | 184 | 23,59 |
| Trivalents | 7½ | 0,60 | 7½ | 0,96 |
| Quadrivalents | 722 | 57,85 | 318 | 40,77 |
| Quinquevalents | 2½ | 0,20 | 2½ | 0,32 |
| Sexivalents | 111 | 8,89 | 96 | 12,31 |
| Septivalents | 3½ | 0,28 | 3½ | 0,45 |
| Octavalents | 132 | 10,58 | 124 | 15,90 |
| Nonevalents | 4½ | 0,36 | 4½ | 0,58 |
| Decimivalents | 25 | 2,00 | 25 | 3,21 |
| Pairs connected with $T$ chromosomes | - | - | (14) | (1,80) |
| Totals | 1,248 | 100,00 | 780 | 100,00 |

and only 6 quadrivalents are composed of $L_1$ chromosomes only. In Table 2 the number and percentage of pairs involved in the different associations given in Table 1 are summarized without regard to their chromosome type. The majority of the chromosomes are to be found in quadrivalent groups, but fairly high numbers occur as bivalents, sexivalents or octavalents. Decimivalents, the largest groups observed, are more rare. Univalents and odd numbered groups, as mentioned above, occur very rarely being each less than one per cent. of the total. The two next columns given in Table 2 give the same results, but the $T$ chromosomes are omitted which results in a reduction of the quadrivalents and a consequent relative increase in all the other groupings and especially in the numbers of bivalents, sexivalents and octavalents.

Finally in Table 3 the frequency of non-disjunction (in the

numerical sense) which in the majority of cases depends on the formation of asymmetrical rings of the types described, is given. The percentage of non-disjunction is thus shown to be very high, about 25 per cent., in *Aucuba japonica*. Also in this behaviour it thus resembles other known plants with ring formation.

TABLE 3. *Statistical data of the numerical segregation in 115 pollen mother-cells of Aucuba japonica.*

| Numerical segregation | 16 + 16 | 16 + 15 + 1 | 15 + 17 | |
|---|---|---|---|---|
| First division cells | 67 | 2 | 23 | 92 |
| Second division cells | 16 | 3 | 4 | 23 |
| Totals | 83 | 5 | 27 | 115 |

## IV. DISCUSSION.

Only few observations of the cytology of *Aucuba japonica* have earlier been published. In their study of the embryology in this plant PALM and RUTGERS (1917) gave an account of the chromosome number in this plant. In the second division plates of the embryosac mother-cells they counted in one case 17 and in another case 18 chromosomes. Also in the pollen mother-cells 18 chromosomes were counted in several instances, and 36 chromosomes are reported to have been found in the root-tips. They therefore assumed that the haploid chromosome number of this plant was probably 18. It is, however, interesting to note that in one mitosis in the endosperm they »clearly distinguished» 48 chromosomes, instead of 54 which would be expected if the haploid number were 18. It has been shown in this paper that non-disjunction is a frequent occurrence in *Aucuba* and as the shapes and associations of the chromosomes at meiosis are complicated, it is easy to understand how the right haploid chromosome number, $n = 16$, was at that time missed. In accordance with many other authors, PALM and RUTGERS concluded that the highest haploid count made should be considered the most probable one. This view is clearly unjustified in the light of more recent studies, because irregularities in the numerical segregation are apparently much more frequent than was earlier thought. Especially in polyploid or polysomic plants and plants with ring formation is irregular chromosome distribution common (LONGLEY, 1927, GATES, 1928, MEURMAN, 1929).

Recently the reduction divisions in the pollen mother-cells of *Aucuba japonica* have been studied by SUGIURA (1927). The right haploid chromosome number, n = 16, is given, but SUGIURA fails to recognise the peculiar shapes and associations of the chromosomes at meiosis. As the question of the possible presence of heterochromosomes in this dioecious plant was specially studied, one would have expected that the characteristic forms of the meiotic chromosomes would have attracted attention. The figures given are rather diagrammatic, but from the polar view in his fig. 30 one can conclude that ring formation apparently occurs as in the material here described.

The study of the root-tips of *A. japonica* has shown that the somatic chromosome complement, 2n = 32, consists of four morphologically identical sets of eight chromosomes. The plant is clearly a tetraploid species with the basic chromosome number eight. It is very fortunate, that the eight chromosomes in these four sets are so different in size and in their constrictions, that other polyploid interpretations are ruled out. At the same time, it has made it possible to draw definite conclusions regarding the correlation between the type and behaviour of the chromosomes at the reduction division and the type of the somatic chromosomes.

Evidently the constrictions in the somatic chromosomes determine the attachment points (cf. NEWTON, 1927). Type I and II chromosomes (also called *L* chromosomes) of *Aucuba* have two segments of very different length, the constriction point being sub-terminal in these long chromosomes. In the pollen mother-cells at the first division chromosomes of these types accordingly have a sub-terminal attachment point and the bivalents thus contain two rod or J shaped bodies. In the type VI—VIII chromosomes (*V* chromosomes) again the segments are more equal in length and we find in the meiosis a corresponding number of V formed chromosomes with approximately equal long arms. Finally the type III—V chromosomes (*T* chromosomes) altogether twelve in number, possess two constrictions each. It is quite evident that as we can find at meiosis just the same number of chromosomes in which three parts or segments can be distinguished, they correspond to the somatic chromosomes of the last named types. The single chromosomes of these types can be compared with a *V* the apex of the v is the attachment point and coincides with one of the somatic constrictions and the point where the horizontal arm is connected with the v coincides with the other constriction point. At this last named point the chromatids of the conjugated chromosomes are interlaced in such a

manner that the two chromatids inside each horizontal arm belong to two different chromosomes as judged from the point of attachment. This »interstitial chiasma» seems to be present invariably in these chromosomes of type III—V, so that it is evident that in *Aucuba* this chiasma formation is directly due to the second constriction here present. The later behaviour of these *T* chromosomes directly depends upon this chiasma-formation. The intimate connection thus clearly causes these chromosomes to lag between the poles in the later anaphase, as apparently more time or force is needed to separate the interlaced chromatids from each other, than is needed when chromosomes connected with each other only at their ends are transported to the poles. The wide separation of the chromatids of the third segment found at the late anaphase also evidently results from the described chiasma. These chromatids are at the same time elongated and nicely coiled, and give a very characteristic appearance to the anaphase side views.

The most interesting feature in the chromosome behaviour of *Aucuba* is undoubtedly the ring formation at the first division. It has been shown that the plant is a tetraploid species so that the formation of quadrivalents is here nothing exceptional. The association of chromosomes in rings or chains of five or more chromosomes, however, does not admit of a simple polyploid interpretation. Also, in many cases in these polyvalent groups chromosomes of clearly different types can be found associated with each other. Although these chromosomes thus are morphologically different it seems apparent that the elements they contain must be in some parts homologous. In my opinion it is most probable that all true association between chromosomes at meiosis is the result of conjugation at the earlier synaptic stage. (The clumping or adhering of chromosomes caused by bad fixation, abnormal temperature or other external influences is naturally not to be mixed with the associations here considered). The pairing of chromosomes again, so far as reliable evidence is available, takes place only between homologous elements and there is no necessity of supposing pairing to be possible also between non-homologous elements. When we nevertheless find in plants like *Oenothera* (CLELAND, 1922—1928, SHEFFIELD, 1927, GATES, 1928 and others), *Rumex acetosella* (KIHARA, 1927) and many *Commelinaceae* (BELLING, 1927, DARLINGTON, 1929 a and b) and in *Aucuba*, that associations exist between chromosomes which cannot be homologous in the same way as those in ordinary plants are, it seems logical to suppose that at least the parts of the chromosomes which show connections are homologous. In his study of *Datura* mutants

BELLING (1927) has shown that the attraction of the chromosome ends can be changed as a result of segmental interchange. In the tertiary mutants of *Datura* the interchange has occurred between originally non-homologous chromosomes, and this finding gives a natural and well founded explanation for the ring formation in other plants also. As mentioned in the introduction, the same explanation of segmental interchange between originally non-homologous chromosomes is also used by EMERSON (1928) and DARLINGTON (1929 a) to account for the ring formation in *Oenothera*. I cannot therefore agree with KIHARA (1927) in regard to the ring formation in *Rumex acetosella* when he says (l. c., p. 457): »Die Endverklebung der Chromosomen ist meiner Ansicht nach kein Kriterium für ihre Homologie. In meinem Versuchsmaterial konnte sich ja auch das kleine o-Chromosom mit dem grossen, wohl sicher nicht homologen a-Chromosom verbinden». In this case also the association of the morphologically different chromosomes can well be thought to be dependent on a previous segmental interchange. BELLING's findings in the tertiary *Datura* mutants were, however, apparently not known to KIHARA at that time, so that he could not take up any position with regard to this theory.

According to the theory of segmental interchange, we should expect that in diploid plants the number and position of the chromosomes in the rings would usually be constant, because only two ends with the same attraction would be present. This seems, in fact, to be the case in the diploid *Oenothera* species (cf. CLELAND, 1926 a and b) and in the diploid *Rhoeo discolor* (DARLINGTON, 1929 b). In the tetraploid plants with ring formation, where the tetraploid condition has apparently originated from a duplication of the diploid chromosome complement, the conditions should be different. If the diploid ancestor of *Aucuba* contained all the 16 chromosomes connected in one ring at the reduction division, this could be represented in the following scheme:

*AB CD EF GH IJ KL MN OP*
*BC DE FG HI JK LM NO PA*

The chromosome complement of the tetraploid plant, originated through the duplication of the above chromosomes should accordingly be:

*AB BC CD DE EF FG GH HI IJ JK KL LM MN NO OP PA*
*AB BC CD DE EF FG GH HI IJ JK KL LM MN NO OP PA*

Every chromosome should thus have one quite identical mate and the possibility of forming bivalents is thus given. At the same time at every

place in the line there are four similar ends present with the same attraction. This clearly affords the possibility of rings or chains of any length being formed. The probability of more chromosomes being included in a chain of a certain length will, however, be the smaller the longer the chain is, depending on the purely mathematical laws of chance. If we now compare this with the actual results of the statistical studies made in regard to the frequency of different association groups in *Aucuba* and given in Tables 1 and 2, it can be seen that they are in accordance with these expectations. There are all the same, some points which at first can appear to be somewhat contradictory. Thus the percentage of quadrivalent and octavalent groups is higher than the percentage of bivalents and sexivalents respectively. This preponderance of characteristically tetraploid configurations is perhaps due to very small portions of chromosomes having been exchanged, a fact that is in accordance with the characteristically tetraploid morphology of the chromosome complement. This, and probably the mode of conjugation in general, which apparently does not favour univalent or unsatisfied chromosome affinities, apparently also explains the rarity of univalents and odd numbered chains. Finally the fact that *T* chromosomes have only rarely been found associated with *L* or *V* chromosomes and that higher *T* groups have not been found with certainty, can also be explained without creating difficulties for the above theory. For instance it is not necessary to assume that segmental interchange had taken place between all the 16 chromosomes in the original diploid.

The ring formation in other polyploid plants has not been studied enough to allow analysis of the frequency of the different groupings. It can, however, be noted that in *Rumex acetosella* (KIHARA, 1927) the small o-chromosome was sometimes associated with the hexavalent ring of abc-chromosomes, sometimes with the tetravalent ab-group and so on. Also, KIHARA's assumption (l. c., p. 455) that: »es ist sehr wahrscheinlich, dass die gegenseitige Lage der Chromosomen überhaupt immer eine bestimmte ist», is in accordance with the segmental interchange theory.

It would be of much interest to know the associations in tetraploid *gigas* forms originated from diploid *Oenothera*'s with known ring formation. HÅKANSSON (1927) has studied the ring formation in one tetraploid *Oenothera* and found there both pairs and rings or chains, but the connections could not apparently be followed with sufficent accuracy to allow any detailed conclusions to be drawn.

There must be in *Aucuba* four chromosome ends with the same attraction. One would therefore expect that in some cases all these four,

and again sometimes three ends would be found conjugated at one point. »Multiple chiasmata» of this kind have indeed been described in the preceding account. The fact, which can be clearly seen, that at such points the two chromatids at the same end of one chromosome can be connected with two different chromosomes indicates that the two chromatids must already be present at the time of synizesis. The pairing chromosome threads are in other words equationally split (cf. MEURMAN, 1929). The same conclusion follows also of the other chiasma types described in the foregoing pages.

Of the other peculiarities regarding the connections between the chromosomes in the pollen mother-cells of *Aucuba* perhaps the most surprising are the figures where one chromosome is connected at its end to the side of another chromosome. It is supposed that such »lateral chiasmata» are due to reversal of a segment. The chromosome showing lateral attachment in fig. 10 *a* apparently must possess the same attraction at this point and at one of its ends. It has been shown by BELLING (1927) that in the secondary mutants of *Datura* the additional chromosome has two ends with the same attraction. Certain genetical results in *Drosophila* (MORGAN, STURTEVANT and BRIDGES, 1927) are also explained as the result of an inversion of a section. It is also supposed that single crossing-over can occur within an inverted section, which then must lead to the formation of a chromosome with one end represented twice. In *Datura* the free ends are identical, whereas in *Aucuba* the same elements are to be found at the one end and in the middle of the same segment. The pentasomy has here apparently been brought about by an inversion of a short part of the chromosome. The successive elements in the original chromosome can be illustrated as follows: *a . . . m . . . p . . . . . . . s*; the chromosome with an inverted section would then be: *p . . . m . . . a . . . . . . . s*. By single crossing-over between these two chromosomes at the point *m*, one chromosome with the same elements at its one end and at a point in the middle of one segment could originate, it would thus have the form: *a . . . m . . . a . . . . . . . s*. In such a chromosome a loss of certain genes must have occurred, but owing to the tetraploid condition of *Aucuba* it need not lead to inviable zygotes as in *Drosophila* (l. c., p. 284). It is interesting that similar phenomena of lateral connection have been observed by DARLINGTON (1929 b) in tetraploid *Tradescantia* species also.

Not infrequently two adjacent chromosomes in a ring can be found going to the same pole. This seems to be a general feature in plants with ring formation. It produces in *Aucuba* an irregular numerical

segregation in a high percentage of cells, because frequently at two different places in the same ring two adjacent chromosomes are oriented towards the same pole and not to the opposite ones. Non-disjunction caused by univalents is much more rare, but pollen mother-cells in the second division with one chromosome outside the plates apparently are such cases.

Cells with all the 32 chromosomes in one plate have been found lying amongst young tetrads. It is supposed that these cells are the result of restitution nucleus formation, but unfortunately interkinesis figures which would prove this assumption have not been observed. I might therefore consider it possible that at the second division the two spindles have united to form one big spindle containing all chromosomes; the result would however be the same in either case. The chromosomes afterwards split equationally and the 64 chromosomes are later found scattered over the cell. They collect themselves into several nuclei and do not form dyads with 32 chromosomes in each daughter nucleus, as might be expected after such a division. It could be assumed that the relation between the chromosome material and the cytoplasm accounts for this behaviour. The *Aucuba* chromosomes are, as can be seen, rather large and the tetraploid condition has perhaps also something to do with a regulating mechanism which hinders the formation of gametes with the high chromosome content which would result from dyad formation. Other irregularities observed and described need not be discussed. They are easily understandable from the figures given.

---

This work has been carried out during my stay abroad as an International Education Board Fellow, and I wish to express my heartiest thanks to Professor L. W. Sharp, Dr. L. F. Randolph, Dr. C. D. Darlington and Dr. C. L. Huskins for helpful criticism and suggestions given during my work. The latter has very kindly assisted in the revision of the English manuscript.

## V. SUMMARY.

1. The somatic chromosome number of *Aucuba japonica* is 2n = 32. There are eight different types of chromosomes, each of them being present four times. Type I and II chromosomes (= *L* chromosomes) have one sub-terminal constriction; the chromosomes of the former type are long, those of the latter are of medium length. Type

III—V chromosomes (= *T* chromosomes) have two constrictions and can be distinguished by their different lengths. Type VI—VIII chromosomes (= *V* chromosomes) possess again only one constriction, which is, however, either median (type VI) or sub-median (type VII and VIII). Type VI chromosomes are of medium length, and type VII and VIII chromosomes are relatively short.

2. The somatic chromosome complement, as well as the frequent association of chromosomes in quadrivalent groups at the first division, shows that the plant is an autotetraploid species.

3. The chromosomes in the pollen mother-cells at the first division can be distinguished with regard to their types and show close relationship in their form to the position and number of somatic constrictions.

4. The chromosomes with two somatic constrictions possess at the first division metaphase one »interstitial chiasma» at one of these constriction points the other being the attachment point. The chromosomes of these types (*T* chromosomes) therefore resemble a *V*  and the chromatids at the interstitial chiasma are interlaced in such a manner that the two chromatids in one horizontal arm are from two different chromosomes. The opening of these chiasmata causes the chromatids in the third segment to be widely separated at the later anaphase. It also results in a retarded division and lagging of the *T*-chromosomes.

5. The chromosomes are usually found associated into groups at the metaphase and early anaphase of the first division. Quadrivalent rings or chains are most frequent, on account of the tetraploid nature of the plant, but groups of six, eight or ten connected chromosomes are also often to be found. A relatively high number of bivalents is also formed, whereas univalents and odd numbered chains are more rare. In these groups, chromosomes of different types are often associated with each other. Statistical data of the frequency and type of these different associations in 78 whole pollen mother-cells are given in Tables 1 and 2.

6. The ring formation which does not depend on the polyploid nature is supposed to be due to a previous segmental interchange between originally non-homologous chromosomes.

7. The occurrence of »multiple chiasmata» is described and the fact that the two chromatids of one chromosome can be found conjugated at one end to two different chromosomes is held to prove that the chromosome threads are already double in nature at the time of synizesis.

8. The »lateral chiasmata» observed in a few cases are supposed to be due to inversion of a chromosome section followed by a single crossing-over which has produced pentasomy.

9. The connection between chromosomes going to the same pole is shown to persist in interkinesis and can still be found in the second division metaphase.

10. The frequency of numerical non-disjunction is given in Table 3. The irregular numerical segregation in this species usually depends on the formation of asymmetrical rings, in which at two places two adjacent chromosomes are oriented towards the same pole.

11. Pollen mother-cells where all the 32 chromosomes are found collected into one second division plate, are explained as the result of restitution nucleus formation. All these chromosomes split equationally and the 64 chromosomes thus arisen are later found scattered all over the cell. They thereafter collect themselves into several nuclei, instead of forming dyads. These and other irregularities such as univalents left out from the main spindles, and such like, result in the frequent formation of irregular pollen groups and young pollen of abnormal size can consequently be found.

## LITERATURE CITED.

1. BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1926. On the Attachment of Non-Homologous Chromosomes at the Reduction Division in Certain 25-Chromosome Daturas. — Proc. Nat. Acad. Sci. *12*.

2. BELLING, J. 1927. The Attachments of Chromosomes at the Reduction Division in Flowering Plants. — Journ. of Genetics *18*.

3. BLAKESLEE, A. F. 1928. Genetics of *Datura*. — Verh. des V. Intern. Kongr. f. Vererb.-wiss., Berlin,

4. CLELAND, R. E. 1922. The Reduction Divisions in the Pollen Mother Cells of *Oenothera franciscana*. — Am. Journ. of Bot. *9*.

5. — 1923. Chromosome Arrangements during Meiosis in Certain *Oenotheras*. — Am. Nat. *57*.

6. — 1926 a. Meiosis in the Pollen Mother Cells of *Oenothera biennis* and *Oenothera biennis sulfurea*. — Genetics *11*.

7. — 1926 b. Cytological Study of Meiosis in Anthers of *Oenothera muricata*. — Bot. Gazette *82*.

8. — 1928. The Genetics of *Oenothera* in Relation to Chromosome Behaviour, with Special Reference to Certain Hybrids. — Verh. des V. Intern. Kongr. f. Vererb.-wiss., Berlin.

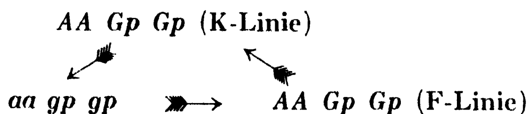
9. DARLINGTON, C. D. 1928. Studies in *Prunus*, I and II. — Journ. of Genetics *19*.
10. — 1929 a. Ring Formation in *Oenothera*. — Journ. of Genetics, (in the press).
11. — 1929 b. Chromosome Organisation and Structural Hybridity in the *Tradescantiae*. — Journ. of Genetics, (in the press).
12. — 1929 c. Meiosis in Polyploids, II. — Journ. of Genetics, (in the press).
13. EMERSON, S. H. 1928. The Mechanism of Inheritance in *Oenothera*. — Thesis Univ. of Michigan, Ann. Arbor, Michigan.
14. GATES, R. R. 1928. The Cytology of *Oenothera*. — Bibl. Genetica, *4*.
15. HUSKINS, C. L. 1927. On the Genetics and Cytology of Fatuoid or False Wild Oats. — Journ. of Genetics *18*.
16. HÅKANSSON, A. 1925. Zur Zytologie der Gattung *Godetia*. — Hereditas *VI*.
17. — 1927. Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oenothera Lamarckiana* und einiger ihrer Mutanten und Bastarde. (With a summary in English). — Hereditas *VIII*.
18. KIHARA, H. 1927. Über das Verhalten der »end to end» gebundenen Chromosomen von *Rumex acetosella* und *Oenothera biennis* während der heterotypischen Kernteilung. — Jahrb. für wiss. Bot. *56*.
19. LONGLEY, A. E. 1927. Supernumerary Chromosomes in *Zea Mays*. — Journ. of Agric. Research *35*
20. MEURMAN, O. 1928. Cytological Studies in the Genus *Ribes* L. — Hereditas *XI*.
21. — 1929. *Prunus laurocerasus* L., a Species Showing High Polyploidy. — Journ. of Genetics, *20*, (in the press).
22. MORGAN, T. H., STURTEVANT, A. H., and BRIDGES, C. B. 1927. The Constitution of the Germ Material in Relation to Heredity. — Carnegie Inst. Year Book *26*.
23. NEWTON, W. C. F. 1927. Chromosome Studies in *Tulipa* and Some Related Genera. — Linn. Soc. Journ. Bot. *47*.
24. PALM, B. and RUTGERS, A. A. L. 1917. The Embryology of *Aucuba Japonica*. — Rec. Trav. Bot. Neerl. *14*.
25. ROSENBERG, O. 1927. Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. — Hereditas *VIII*.
26. SHEFFIELD, F. M. L. 1927. Cytological Studies of certain Meiotic Stages in *Oenothera*. — Annals of Bot. *41*.
27. STOW, J. 1927. A Cytological Study on Pollen Sterility in *Solanum tuberosum* L. — Jap. Journ. of Bot. *3*.
28. SUGIURA, T. 1927. Some Observations on the Meiosis of the Pollen Mother Cells of *Carica papaya*, *Myrica rubra*, *Aucuba japonica* and *Beta vulgaris*. — Bot. Mag. Tokyo, *41*.
29. TISCHLER, G. 1927. Chromosomenstudien bei *Ribes Gordonianum* und seinen Eltern. — Planta *4*.
30. — 1928. Über eigenartige Chromosomenbindung bei *Ribes Gordonianum* (*R. sanguineum* × *R. aureum*). — Verhandl. des V. Internat. Kongr. f. Vererb.-wiss., Berlin.
31. WILSON, E. B. 1925. The Cell in Development and Heredity. — Third Edition. — New York.

# DRITTE MITTEILUNG ÜBER EINEN FALL VON KOPPELUNG UND FREIER KOMBINATION BEI ERBSEN

VON *C. HAMMARLUND*
SVALÖF, SCHWEDEN

Es war eigentlich nicht meine Meinung schon jetzt eine neue Mitteilung über meine genetischen Untersuchungen an Erbsen zu veröffentlichen. Da aber HÅKANSSON, der mein Material zytologisch untersucht, schon in diesem Hefte (S. 1—10; ich habe einen Sonderabdruck gelesen) die ersten sehr interessanten Resultate in einem Aufsatze: »Chromosomenringe in *Pisum* und ihre mutmassliche genetische Bedeutung» vorlegt, sehe ich mich veranlasst die genetischen Resultate des letzten Sommers mitzuteilen, umso mehr als HÅKANSSON sich teilweise auf diese Resultate, die ich ihm mitgeteilt habe, stützt.

Eine der wichtigsten Fragen ist, ob die Gene *A* und *Gp* beide in der K-Linie und in der F-Linie identisch sind. Schon in einer früheren Mitteilung (HAMMARLUND 1927—28) habe ich durch besondere Kreuzungen auf indirektem Wege wahrscheinlich gemacht, dass dies so ist. Im Sommer 1926 habe ich aber eine grosse Anzahl neuer Kreuzungen nach untenstehendem Schema, worin die Pfeile gegen den Mutterpflanzen gerichtet sind, ausgeführt.




In jeder solchen »Dreieckkreuzung» wurden stets nur drei Pflanzen, eine von jedem Biotypus, verwendet. Letzten Sommer wurden die $F_2$-Generationen dieser Kreuzungen ausgesät. Von K- × F-Linie wurden insgesamt 2076 Individuen untersucht, die alle violette Blüten und grüne Hülsen hatten, d. h. *AA Gp Gp* waren. $F_2$ dieser Kreuzungen war also in Bezug auf Blüten- und Hülsenfarbe konstant. Dies ist demnach ein neuer adequater Beweis dafür, dass *der Grundfaktor für Blütenfarbe A und der Faktor für grüne Hülsenfarbe Gp beide in der K-Linie und in der F-Linie identisch sind* (vgl. HAMMARLUND 1927—28).

TABELLE 1. $F_2$ *der Kreuzungen aa gp gp* × *AA Gp Gp (K-Linie).* (Tabelle 3, 1923, $F_2$ doch *AA Gp Gp* × *aa gp gp*).

| Parz. Nr. | *A Gp* | *A gp* | *a Gp* | *a gp* | Summe |
|---|---|---|---|---|---|
| 1923, Tabelle 2 | 226 | 2 | 4 | 83 | 315 |
| 1923, Tabelle 3 | 201 | 3 | 4 | 70 | 278 |
| 394—28 | 48 | | — | 20 | 68 |
| 395—28 | 27 | 1 | 4 | 8 | 40 |
| 396—28 | 20 | — | — | 8 | 28 |
| 397—28 | 55 | 2 | | 19 | 76 |
| 398—28 | 55 | — | 1 | 13 | 69 |
| 399—28 | 66 | 1 | 1 | 21 | 89 |
| 400—28 | 16 | | — | 6 | 22 |
| 401—28 | 105 | | — | 41 | 146 |
| 402—28 | 54 | | — | 11 | 65 |
| 403—28 | 58 | — | — | 29 | 87 |
| 404—28 | 66 | — | 5 | 33 | 104 |
| 405—28 | 25 | | | 9 | 34 |
| 406—28 | 82 | | 1 | 33 | 116 |
| 407—28 | 24 | — | — | 8 | 32 |
| 408—28 | 14 | | — | 1 | 15 |
| 409—28 | 39 | 1 | | 20 | 60 |
| 410—28 | 20 | 1 | — | 6 | 27 |
| 411—28 | 12 | | — | 8 | 20 |
| 414—28 | 92 | — | 3 | 38 | 133 |
| 415—28 | 7 | 1 | | 7 | 15 |
| 432—28 | 4 | | | 4 | 8 |
| 435—28 | 7 | — | — | 4 | 11 |
| 436—28 | 38 | — | | 8 | 46 |
| 438—28 | 2 | | — | 2 | 4 |
| 456—28 | 39 | 1 | — | 16 | 56 |
| 457—28 | 31 | — | — | 11 | 42 |
| 458—28 | 19 | 1 | — | 4 | 24 |
| 459—28 | 41 | 1 | — | 6 | 48 |
| Summe | 1493 | 15 | 23 | 547 | 2078 |
| Ber. n. Gam.-Verh. 61,7 : 1 : 1 : 61,7 ... | 1542,1 ± 19,94 | 16,4 ± 4,04 | 16,4 ± 4,04 | 503,1 ± 19,53 | 2078 |
| $D/m_{abs}$ .............. | — 2,46 | 0,36 | + 1,62 | + 2,25 | |

Eine andere, sehr wichtige Frage ist, ob die K-Linie × *aa gp gp* in $F_2$ Koppelung und die F-Linie × *aa gp gp* in $F_2$ freie Kombination aufweisen.

Dass in ersteren Fall Koppelung vorliegt, ist schon durch früher

vorgelegte Resultate (HAMMARLUND 1923, 1927—28) sichergestellt. Doch will ich unten auch die Resultate des letzten Sommers mitteilen.

Schon 1923 habe ich in $F_2$ eine Spaltung 427 : 5 : 8 : 153 erhalten (HAMMARLUND 1923, Tabelle 1 + Tabelle 2). Im Sommer 1928 wurde in $F_2$, mit insgesamt 1514 Individuen, eine Spaltung 1066 : 10 : 15 : 394 bekommen oder wenn die Resultate der beiden Jahre, wie in Tabelle 1, zusammengestellt werden 1493 : 15 : 23 : 547.

Wie schon früher betont, eignet sich eine $F_2$-Generation zur Bestimmung des Koppelungsgrades nicht so gut wie Rückkreuzungen. Deshalb habe ich wie früher so viele Blüten wie möglich zu Rückkreuzungen verwendet, weshalb die $F_2$-Generationen in vielen Fällen ziemlich klein sind.

Die Resultate der Rückkreuzungen, die im Sommer 1928 erhalten wurden, sind nebst früher (HAMMARLUND 1927—1928) mitgeteilten in Tabelle 2 zusammengestellt.

Wie aus Tabelle 2 zu ersehen ist, habe ich im Sommer 1928 eine

TABELLE 2. *Rückkreuzungen aa gp gp × (aa gp gp × AA Gp Gp; K-Linie).*

| Parz. Nr. (1928) | *A Gp* | *A gp* | *a Gp* | *a gp* | Summe | Anzahl ausgesäte Samen |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 19 | 30 | 1 | 1 | 27 | 59 | 70 |
| 20—46 | 43 | 1 | 1 | 31 | 76 | 87 |
| 47—96 | 77 | – | 2 | 77 | 156 | 180 |
| 97—110 | 16 | 1 | – | 20 | 37 | 40 |
| 111 | 2 | — | — | 4 | 6 | 7 |
| 112 | — | | — | 1 | 1 | 3 |
| 113—177 | 100 | 1 | | 88 | 189 | 223 |
| 178—209 | 49 | | 1 | 48 | 98 | 114 |
| 210—289 | 120 | 1 | 2 | 98 | 221 | 259 |
| 322 349 | 26 | 1 | — | 40 | 67 | 84 |
| Summe (1928) | 463 | 6 | 7 | 434 | 910 | 1067 |
| Nach 69 : 1 : 1 : 69 | (448,5) | (6,5) | (6,5) | (448,5) | | |
| Tabelle 1 (HAMMARLUND 1927—28)............ | 869 | 14 | 16 | 891 | 1790 | 4081 |
| Totalsumme | 1332 | 20 | 23 | 1325 | 2700 | 5148 |
| Nach 61,7 : 1 : 1 : 61,7 ............ | 1328,5 ± 25,98 | 21,5 ± 4,62 | 21,5 ± 4,62 | 1328,5 ± 25,98 | | |
| $D/m_{abs}$ ............ | + 0.14 | — 0.33 | + 0.33 | — 0.14 | | |

Spaltung 463 : 6 : 7 : 434 erhalten, was einem Gametenverhältnisse von 69 : 1 : 1 : 69 entspricht. Früher (1927—28, Tabelle 1) waren die entsprechenden Zahlen 58,67 : 1 : 1 : 58,67. Eine Summierung der Resultate aller bisherigen Rückkreuzungen, die in Tabelle 2 zu finden sind, gibt eine Spaltung von 1332 : 20 : 23 : 1325, was einen »Crossover %» von 1,6207 ergibt. Dies entspricht einem Gametenverhältnisse von 61,7 : 1 : 1 : 61,7.

Es ist nicht meine Absicht hier den Koppelungsgrad näher zu

TABELLE 3. *$F_2$ der Kreuzungen AA Gp Gp (F-Linie)* × *aa gp gp (Sommer 1928) und aa gp gp* × *AA Gp Gp (F-Linie).* HAMMARLUND 1923, Tab. 1 und 1927—28, Tab. 3.

| Parz. Nr. (1928) | *A Gp* | *A gp* | *a Gp* | *a gp* | Summe |
|---|---|---|---|---|---|
| 412—28 | 108 | 29 | 25 | 2 | 164 |
| 416—28 | 4 | 12 | 10 | 3 | 29 |
| 417—28 | 13 | 3 | 6 | 2 | 24 |
| 418—28 | 85 | 33 | 39 | 18 | 175 |
| 419—28 | 109 | 62 | 34 | 18 | 223 |
| 420—28 | 23 | 15 | 6 | 2 | 46 |
| 421—28 | 67 | 45 | 25 | 12 | 149 |
| Summe (1928) | 409 | 199 | 145 | 57 | 810 |
| Nach 9 : 3 : 3 : 1 | (455,63) | (151,87) | (151,87) | (50,63) | |
| Tabelle 1 (HAMMARLUND 1923) | 194 | 60 | 58 | 20 | 332 |
| Tabelle 2 (HAMMARLUND 1927—28)............ | 4243 | 1427 | 1354 | 449 | 7483 |
| Totalsumme | 4846 | 1686 | 1557 | 526 | 8615 |
| Ber. n. 9 : 3 : 3 : 1 | 4845,94 ± 46,04 | 1615,31 ± 36,23 | 1615,31 ± 36,23 | 538,44 ± 22,47 | |
| $D/m_{abs}$............ | + 0,001 | + 1,95 | − 1,61 | 0,55 | |

diskutieren sondern nur zu unterstreichen, dass es keinem Zweifel unterliegen kann, dass hier *eine Koppelung mit einem Gametenverhältnisse von etwa 61,7 : 1 : 1 : 61,7 vorliegt.* Auch habe ich in der Literatur keine entgegengesetzte Annahme gesehen.

Dagegen hat man in der Literatur mehrmals angenommen, dass die F-Linie mit den Doppelrezessiven gekreuzt *nicht freie Kombination* sondern eine *lose Koppelung* ergeben soll. Selbst habe ich ja stets die F-Linie als eine frei kombinierende Linie bezeichnet. Was sagen denn in dieser Hinsicht die erhaltenen Spaltungszahlen? Die bis jetzt erhal-

tenen Spaltungszahlen von $F_2$-Generationen sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Hier ist zu bemerken, dass die früher publizierten Resultate (HAMMARLUND 1923, Tabelle 1; 1927—28, Tabelle 2) $F_2$ von *aa gp gp* × *AA Gp Gp* (F-Linie) sind, wogegen die Resultate des letzten Sommers $F_2$ von *AA Gp Gp* (F-Linie) × *aa gp gp* sind (vergl. das Kreuzungsschema pag. 210).

Die $F_2$-Spaltung von 8615 Individuen gibt also die Werte 4846 (D/m = + 0,001) : 1686 (D/m = + 1,95) : 1557 (D/m = — 1,62) : 526 (D/m = — 0,55), was keine Spur von Koppelung andeutet. Wird der Korrelationskoeffizient aus den erhaltenen Zahlen bestimmt, bekommt man r = — 0,0055 ± 0,011, also keine nachweisbare Korrelation. Ausserdem deutet das Vorzeichen eher auf Repulsion als auf Koppelung hin.

Auch hier gilt aber, dass Rückkreuzungen bedeutend grösseren Wert haben, wenn man die Frage Koppelung oder freie Kombination beantworten will. Deshalb habe ich im Sommer 1927 eine Anzahl solcher ausgeführt, die ich letzten Sommer ausgesät habe. Die Keimung war sehr gut, sodass 356 ausgesäte Samen 344 vollentwickelte Pflanzen lieferten. Die Resultate sind in Tabelle 4 zusammengestellt.

TABELLE 4. *Rückkreuzungen aa gp gp × (AA Gp Gp, F-Linie × aa gp gp).*

| Parz. Nr. (1928) | *A Gp* | *A gp* | *a Gp* | *a gp* | Summe | Anzahl ausgesäte Samen |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 290—306 | 21 | 20 | 21 | 40 | 102 | 102 |
| 307—321 | 15 | 26 | 24 | 26 | 91 | 94 |
| 350 393 | 44 | 43 | 39 | 25 | 151 | 160 |
| Summe | 80 | 89 | 84 | 91 | 344 | 356 |
| Nach 1 : 1 : 1 : 1 ... | 86 ± 8,03 | 86 ± 8,03 | 86 ± 8,03 | 86 ± 8,03 | | |
| $D/m_{abs}$ .............. | — 0,75 | + 0,37 | 0,25 | + 0,62 | | |

Die erhaltenen Spaltungszahlen 80 (D/m = — 0,75) : 89 (D/m = + 0,37) : 84 (D/m = — 0,25) : 91 (D/m = + 0,62) sind sehr gut, indem die Werte für D/m niemals 1 erreichen. Von den Resultaten dieser Rückkreuzungen wird also wie von der $F_2$-Generation keine Koppelung nachgewiesen, weil der Crossover % 50,03 beträgt.

Man hat also gestützt auf alle bisher vorliegenden Daten keinen Grund zur Annahme, dass in der F-Linie eine »lose Koppelung» zwischen *A* und *Gp* vorhanden sei. Auch hat bisher niemand eine solche Annahme durch Spaltungszahlen zu verifizieren versucht. Dies geschah

nur ganz spekulativ um die Resultate mit den Gesetzen der Chromosomentheorie in Einklang zu bringen. Meiner Meinung nach muss aber auch die schönste Theorie den Tatsachen, die die Natur hervorbringt, weichen. Deshalb kann ich bis jetzt auf Grund der erhaltenen Resultate meine früher ausgesprochene Meinung nicht ändern, sondern muss annehmen, dass *in der F-Linie die Gene A und Gp von einander vollkommen frei sind.*

Wie soll man nun die erhaltenen Resultate deuten? HÅKANSSON hat (dieses Heft, S. 2) die früher vorgeschlagenen »Möglichkeiten» kurz zusammengestellt, worauf hier verwiesen sei. Ich will nur die Aufmerksamkeit darauf lenken, dass HÅKANSSON mich etwas missverstanden hat. Er sagt (l. c.): »HAMMARLUND selbst ist der Meinung, dass es, wenn man sich der Chromosomentheorie ohne Vorbehalt anschliesst, notwendig ist das Vorhandensein eines besonderen Gens, *K*, zu postulieren, das die Koppelung der fraglichen Genen beeinflusst». Ich habe gesagt: »Eine solche Voraussetzung» u. s. w. (HAMMARLUND 1927—28, pag. 325, Reihe 12 von unten), was sich auf die Auffassung HERZBERG-FRÄNKELS (1925) bezieht, dass man eine lose Koppelung annehmen muss, wo ich freie Kombination vorausgesetzt habe, nicht aber auf das Vorhandensein des Faktors *K*, der keine Stütze in der Chromosomentheorie braucht.

Zu den früher erschienenen Erklärungsmöglichkeiten kommt durch die hochinteressanten Entdeckungen HÅKANSSONS (l. c.) von Chromosomenringen eine neue. Ich will nicht näher auf seine Erklärungsversuche eingehen, dazu ist, wie er selbst meint, das Material noch zu klein. Nur in einem Punkte muss ich schon jetzt eine entgegengesetzte Meinung aussprechen, nämlich wenn er sagt (S. 9): »Die Annahme der Chromosomenkoppelung hat eine viel grössere Wahrscheinlichkeit als die, dass ein Gen, selbst mit *A* und *Gp* sehr stark gekoppelt, Koppelung hervorruft». Meiner Meinung nach gibt es für die Entstehung von Chromosomenringen zwei Möglichkeiten; entweder eine zufällige oder eine gesetzmässige. Hängt die Ringbildung, wie HÅKANSSON will, mit der Koppelung zusammen, kann nur eine gesetzmässige Entstehung in Frage kommen, denn sonst wäre es ja unmöglich die K- und F-Linien zu unterscheiden. Nun habe ich aber oben gezeigt, dass mit Hinsicht auf Koppelung und freie Kombination ein genetischer Unterschied vorliegt. Es muss daher eine genetische Ursache der Entstehung der Ringe gesucht werden. Wenn angenommen wird, dass ein Gen *K* die Koppelung auslöst oder verhindert, ist aber die Möglichkeit vorhanden, dass *K* auch einen pleiotropen Effekt hat, der als Ringbildung der Chro-

mosomen sichtbar wird. Ist diese Annahme richtig, hat also HÅKANSSON das grosse Glück gehabt in meiner $F_2$-Generation von K- × F-Linie, von der er nur zwei Pflanzen fixiert hat, eine Pflanze 439/3 mit Chromosomenringen (d. h. mit dem Gen *K*) und eine Pflanze 439/2 ohne Chromosomenringen (d. h. ohne Gen *K*) anzutreffen. Er hat also, wenn der Zusammenhang der Chromosomenringbildung mit der K-Linie bei fortgesetzter Untersuchungen bestätigt wird, schon in $F_2$ nachgewiesen, dass eine Spaltung in Bezug auf das Gen *K* wirklich stattgefunden hat, wie ich es früher (HAMMARLUND 1927—28) angenommen habe. Selbst kann ich aber erst wenn die im letzten Sommer ausgeführten Kreuzungen *aa gp gp* × ($F_2$-Pflanzen von K- × F-Linie) als $F_2$ ausgesät werden (Sommer 1930) gleiche Resultate erreichen. Die geplanten Parallelversuche, zytologisch von HÅKANSSON und genetisch von mir, dürften aber aller Wahrscheinlichkeit nach die wahre Antwort geben können.

HÅKANSSON versucht also auf Grund seiner Entdeckung der Chromosomenringe bei *Pisum* das alte Gebäude der Chromosomentheorie durch eine neue Strebe gegen Umsturz zu schützen. Selbst bin ich der Ansicht, dass die bis jetzt erhaltenen Resultate nicht in Einklang mit der Chromosomentheorie zu bringen sind. Schon früher (1927—28) habe ich angedeutet, dass es vielleicht einfacher wäre eine auf chemische Gesetze gegründete Erklärung zu geben. Später will ich diese Gedanken etwas deutlicher in einer besonderen Abhandlung ausgestalten.

## ZITIERTE LITERATUR.


1. HAMMARLUND, C. 1923. Über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. Hereditas, Bd. IV.
2. — 1927—28. Zweite Mitteilung über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. Hereditas, Bd. X.
3. HÅKANSSON, A. 1929. Chromosomenringe in *Pisum* und ihre mutmassliche genetische Bedeutung. Hereditas, Bd. XII.

# THE RECESSIVE MUTANT ENGRAILED IN DROSOPHILA MELANOGASTER

BY *REIDAR EKER*
ANATOMICAL INSTITUTE, THE UNIVERSITY, OSLO

## ORIGIN AND DESCRIPTION OF ENGRAILED.

NOV. 7, 1926 seven males and eight females, which had a longitudinal cleft along the middle of the scutellum and irregular venation of the wings, were found by K. EVANG in the vesiculated stock. In the vesiculated stock (*vs*, I chromosome recessive, at 16,0, K. EVANG 1925), *vs* males were crossed to *vs* females, and the stock had for several generations bred true for this character. Thus, it was most likely that the character change was due to a new mutation that had occurred in the vesiculated stock.

The other flies present, 90 in all, were examined, but none of them exhibited the exceptional scutellar or wing alternations mentioned.

The exceptional flies were inbred and a stock was obtained in which all the flies showed the new mutant character, designated as engrailed scutellum (*en*). Later a pure engrailed stock, free from *vs*, was secured by outcrossing and selection.

Preliminary tests carried out by EVANG indicated that the new gene was probably recessive and autosomal, and the mutant was turned over to the author for further investigation. The author acknowledges his indebtedness to Mr. K. EVANG for this kindness and to Professor O. L. MOHR for his help in the course of the work.

In the engrailed flies a longitudinal cleft extends from the hind border of the scutellum in proximal direction. In many cases this cleft, which is very pronounced, divides the scutellum more or less completely in two symmetrical halves. But not infrequently the change is restricted to a small median notch at the hind border of the scutellum, thus giving this hind border an »engrailed» appearence (fig. 1). It may very rarely happen that engrailed flies fail to manifest the scutellar alteration mentioned. The scutellar bristles are normal both in shape and location.

The wings of the engrailed flies show typical and absolutely constant character changes. They are larger and broader than those of

wild type flies. They are rather thin-textured, especially along the posterior margin, which is frequently slightly crumpled. The end of the wing is broad and bluntly rounded, not pointed as in the wild fly.

A very striking feature is the alteration of the veins. In the fourth and fifth longitudinal vein that section which is distal to the posterior crossvein is lacking, either entirely or for shorter or longer distances. In their more proximal part the same veins are branched or bifurcated

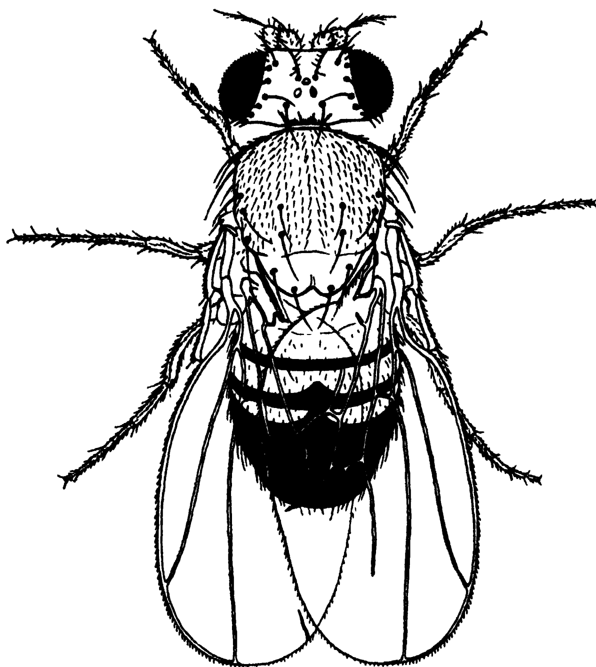


Fig. 1. Engrailed male.

in a rather confused way. Sometimes the branches take the form of extra veins that reach the wing margin, in other cases the change has more the character of irregular duplications and fusions for shorter or longer distances. The crossveins, especially the posterior one, are frequently changed in an analogous way, the result being that a rather tangled mesh-work of extra veins occupies this part of the wing. Short sections of extra veins are also frequently present, in most cases connected to the posterior wing margin. These irregularities of the venation are rarely symmetrical and they vary in degree in different individuals, but some are always present. The constancy and

the striking character of the wing alterations described make the classification of engrailed flies certain and rapid.

## THE LOCATION OF THE ENGRAILED GENE.

An experiment was carried out in order to determine the linkage group to which the engrailed gene belonged. Males heterozygous for the dominant genes Star (*S*) in the second chromosome (at 2,0) and Dichaete (*D*) in the third chromosome (at 40,4) (MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT, 1925) were crossed to engrailed females. None of the $F_1$ offspring obtained in this mating exhibited the engrailed character, which fact confirmed the previous results of K. EVANG.

$F_1$ *S D* males from this cross were backcrossed to *en* females. The following classes were obtained: *en* 87, *S D* 73, *S* 56, *en D* 55.

Since none of the Star flies were at the same time engrailed, it must be concluded that *en* most probably belongs to the II-chromosome group.

Two backcross experiments were now carried out in order to investigate the linkage relations of *en* to dominant II-chromosome genes. In one experiment Lobe² males were crossed to *en* females and $F_1$ Lobe² females backcrossed singly to *en* males. In the other females heterozygous for Gull and Lobe² were mated to *en* males and $F_1$ Lobe² Gull females backcrossed to *en* males. Lobe² ($L^2$) has its locus at about 72, while Gull (*G*) is located at about 12 (MOHR 1927). The result of these tests are presented in Tables 1 and 2.

TABLE 1. $P_1$, *engrailed* ♀♀ × *Lobe*² ♂♂. *B. C.*, $F_1$ *Lobe*² ♀ × *engrailed* ♂♂.

| Pedigree number | *en* | $L^2$ | *en* $L^2$ | + |
|---|---|---|---|---|
| 5 | 126 | 144 | 11 | 20 |
| 6 | 121 | 117 | 15 | 12 |
| Total | 247 | 261 | 26 | 32 |

In the first of these tests (Table 1) we get 58 recombinations for *en* and $L^2$ in a total of 566 flies, or a recombination per cent of 10,2 for the two genes involved. In the second experiment unfavourable culture conditions caused a low viability, especially of the Gull classes. Only the non-Gull flies are accordingly used for the calculation of the

TABLE 2. *$P_1$, Gull Lobe$^2$ ♀♀ × engrailed ♂♂. B. C., $F_1$ Gull Lobe$^2$ ♀ × engrailed ♂♂.*

| Pedigree number | 0 | | 1 | | 2 | | 1,2 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *G L²* | *en* | *G en* | *L²* | *G* | *en L²* | *G en L²* | + |
| 55 | 54 | 66 | 12 | 35 | 4 | 3 | 0 | 6 |
| 58 | 21 | 30 | 11 | 24 | 2 | 3 | 0 | 5 |
| 61 | 34 | 29 | 7 | 13 | 1 | 3 | 1 | 1 |
| 62 | 26 | 27 | 12 | 20 | 3 | 4 | 0 | 0 |
| 65 | 22 | 26 | 9 | 9 | 1 | 5 | 1 | 1 |
| 66 | 24 | 33 | 7 | 6 | 3 | 2 | 1 | 1 |
| Total | 181 | 211 | 58 | 107 | 14 | 20 | 3 | 14 |

*G en* and *en* $L^2$ distance. In a total of 352 non-*G* individuals 121, or 34,4 %, are recombinations for *G* and *en*, and 34, or 9,7 %, are recombinations for *en* and $L^2$.

The result so far obtained is, that of 918 flies 92, or 10 %, are recombinations for *en* and $L^2$, indicating that *en* is located at about ten units from Lobe and to the left of this locus.

As a next step a backcross experiment involving the II-chromosome recessive purple (*pr*, 54,5) was now carried out. A double recessive *pr en* stock was made up in the ordinary way (see BRIDGES and MORGAN 1919), and *pr en* females mated to + males. $F_1$ wildtype daugthers were backcrossed singly to *pr en* males, with the result presented in Table 3.

TABLE 3. *$P_1$, purple engrailed ♀♀ × wild type ♂♂. B. C., $F_1$ wild type ♀ × purple engrailed ♂♂.*

| Pedigree number | *pr en* | + | *pr* | *en* |
|---|---|---|---|---|
| 110 | 61 | 71 | 10 | 3 |
| 111 | 62 | 56 | 5 | 5 |
| 112 | 69 | 69 | 7 | 1 |
| 113 | 51 | 61 | 2 | 6 |
| 114 | 91 | 84 | 4 | 10 |
| 115 | 79 | 73 | 7 | 9 |
| 116 | 61 | 93 | 6 | 5 |
| Total | 474 | 507 | 41 | 39 |

In a total of 1061 flies 80 flies were recombinations for *pr* and *en*, which corresponds to a recombination per cent of 7,5 for the two genes

involved, indicating that *en* is located between *pr* and *L*, about 7,5 units to the right of *pr*.

In order to obtain additional data on the location of *en* in relation to *pr* and *L*, *pr en* females were mated to $L^2$ males, and $F_1$ $L^2$ females backcrossed to *pr en* males. Seven such backcross cultures were raised (Table 4).

TABLE 4. $P_1$, *purple engrailed* ♀♀ × *Lobe*$^2$ ♂♂. *B. C., Lobe*$^2$ ♀ × *purple engrailed* ♂♂.

| Pedigree number | 0 | | 1 | | 2 | | 1,2 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *pr en* | $L^2$ | *pr* $L^2$ | *en* | *pr en* $L^2$ | + | *pr* | *en* $L^2$ |
| 132 | 72 | 84 | 5 | 5 | 8 | 7 | 0 | 0 |
| 133 | 49 | 66 | 6 | 6 | 7 | 7 | 0 | 0 |
| 134 | 96 | 73 | 6 | 5 | 13 | 10 | 1 | 0 |
| 135 | 87 | 92 | 6 | 4 | 7 | 5 | 0 | 0 |
| 136 | 80 | 72 | 12 | 10 | 9 | 12 | 0 | 0 |
| 137 | 39 | 47 | 3 | 5 | 2 | 10 | 0 | 0 |
| 138 | 78 | 71 | 4 | 3 | 6 | 6 | 0 | 0 |
| Total | 501 | 505 | 42 | 38 | 52 | 57 | 1 | 0 |

As calculated from the data of the experiment Table 4 (81 and 110 recombinations in 1196 flies) the *pr en* distance is 6,8, the *en L* distance 9,2.

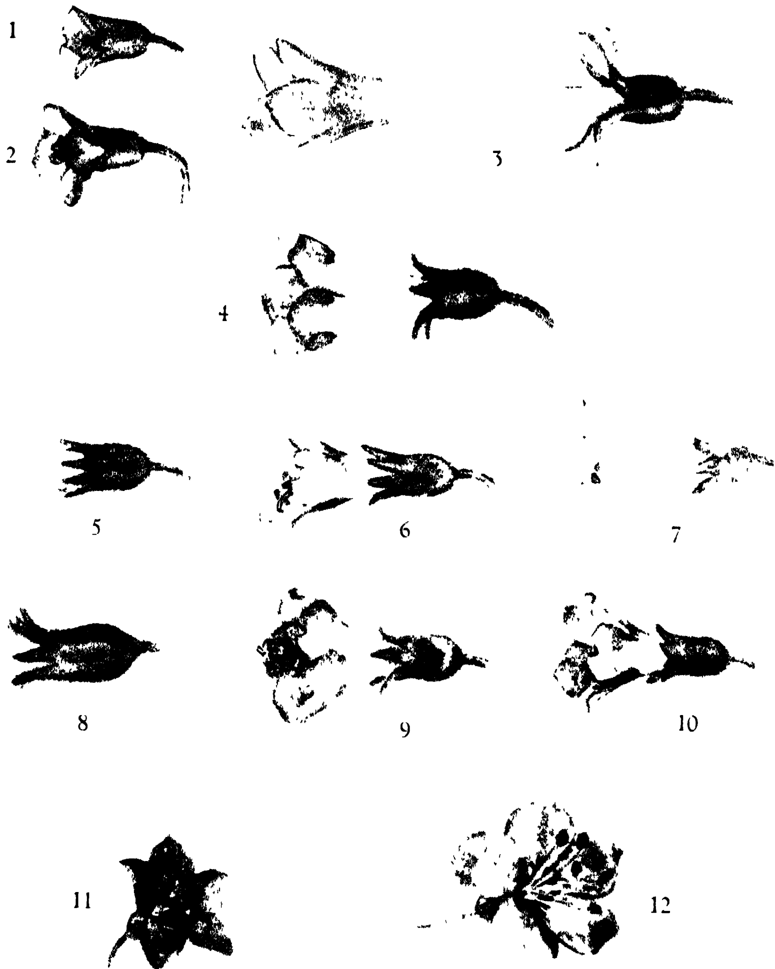
Thus, for the location of *en* in relation to *pr* and *L* we have in all the following data: In a total of 2257 flies 161 are recombinations for *pr* and *en* (Tables 3, 4), and in a total of 2114 flies 202 are recombinations for *en* and $L^2$ (Tables 1, 2, 4). This corresponds to 7,1 and 9,6 % of crossing-over respectively. The *pr L* distance is accordingly 16,7, a value which is in satisfactory conformity with the map value (17,5). Since the *pr en* and the *en L* values obtained are based on a practically equal amount of data they are of the same weight. Thus, the locus of *en* as derived from the experiments presented in this paper, is around 62,0, or probably about midway between cinnabar (57,5) and vestigial (67,0). In this section two genes, viz. safranin and pink-wing have been provisionally located, at ± 60 and ± 64 respectively. Stocks of these mutants were not kept in the laboratory and tests for the relative location of *en* and these neighbouring genes have not been carried out.

The engrailed flies are of good viability and fertility. They can be separated easily and accurately from the wild flies. Engrailed should

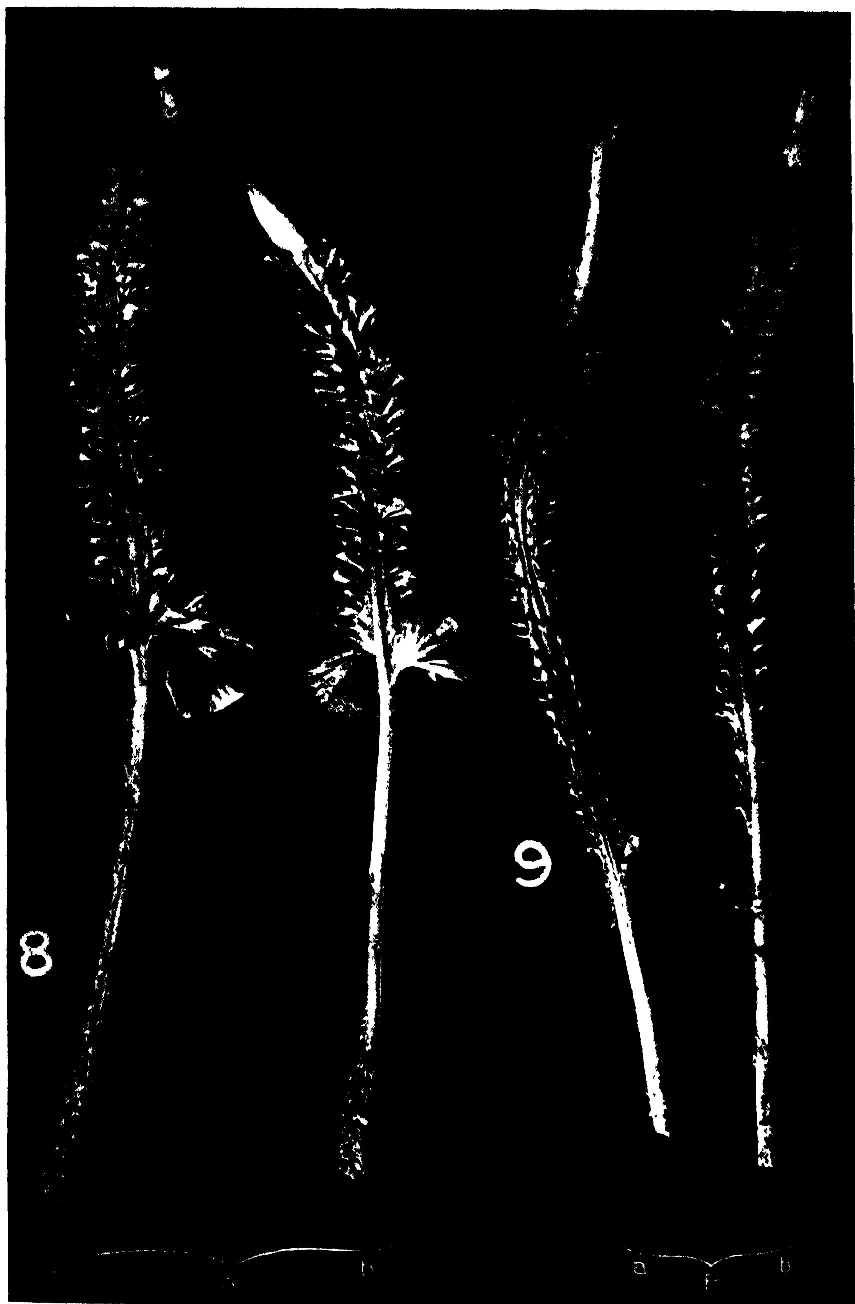
accordingly be a useful mutation for general work. A certain restriction of its general usefulness is found in the fact that the scutellar alteration is not absolutely constant in its manifestation, and the wing character, which is constant, may interfere to a certain extent with some other autosomal mutant wing characters.

## LITERATURE CITED.

1. Bridges, C. B. and Morgan, T. H. 1919. The second chromosome group of mutant characters. Carnegie Inst. Wash. Publ. no. 278, p. 123—304.
2. Evang, K. 1925. The sex-linked mutants vesiculated and semi-lethal in *Drosophila melanogaster.* Zeitschr. f. ind. Abst. Vererbl. Bd XXXIX, p. 165—183.
3. Mohr, O. L. 1927. Exaggeration and inhibition phenomena. Avhandl. no. 6, Norske Vid.-Akad.; matem.-naturv. Kl., p. 1—19.
4. Morgan, T. H., Bridges, C. B., Sturtevant, A. H. 1925. The genetics of *Drosophila.* Bibliographia genetica, p. 1—262.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12


C
B
A


8
9
b
a
P
b


C


B


A



# ERBLICHKEITSVERSUCHE MIT PISUM

## II. DIE VERERBUNG DER REZESSIV GELBEN KOTYLEDONENFARBE SOWIE EINIGE NEBENRESULTATE

VON *ERNST NILSSON*
HÄLSINGBORG, SCHWEDEN

### EINLEITUNG.

ALS ich im Jahre 1925 bei der A.-B. L. DAEHNFELDT in Hälsingborg mit Kreuzungszüchtung von Erbsen begann, wurde als Ausgangs material auch eine Serie im praktischen Anbau weniger bekannter Varietäten, darunter die Sorte *Goldkönig* von HAAGE und SCHMIDT, Erfurt, eingekauft. Da diese Sorte ihr besonderes Interesse hatte, weil WHITE (1916) ausgehend von Kreuzungen zwischen dieser und mehreren anderen sein Allelenpaar *G*—*g* (grüne—rezessiv gelbe Kotyledonen) aufgestellt hat, wurde eine Serie Kreuzungen zwischen Goldkönig und Varietäten mit gelben und grünen sowie runden und runzligen Samen ausgeführt. Im Jahre 1926 wurde eine neue Serie solcher Kreuzungen ausgeführt. Im Winter 1927—1928, als die $F_3$-Kotyledonen nach den Kreuzungen von 1925 klassifiziert werden sollten, hatte ich indessen soviel mit der Bearbeitung einer grossen Anzahl praktischer Erbsenkreuzungen zu tun, dass ich das Material des weiteren liegen lassen musste. Dieses wurde dann durch Mäuse so zerstört, dass es nicht die Mühe lohnte dasselbe zu bearbeiten, weshalb von den Kreuzungen des Jahres 1925 nur die Ergebnisse bis einschl. $F_2$ vorliegen. $F_3$ der 1926 ausgeführten Kreuzungen wurde indessen im Winter 1928—29 bearbeitet, so dass nun die Untersuchung im ganzen 18486 Samen umfasst.

In diesem Zusammenhang will ich Direktor CHR. KLOCH, Hälsingborg, für das Interesse und Verständnis das er meinen theoretischen Untersuchungen des Züchtungsmaterials entgegengebracht hat, und ohne dem es mir unmöglich gewesen wäre diese auszuführen, meinen Dank aussprechen.

WHITE (1916) hat die Kotyledonenfarbe von Goldkönig als gelb beschrieben und dieselbe im Verhältnis zur grünen Kotyledonenfarbe

als rezessiv gefunden. Die Kotyledonenfarbe der von mir eingekauften Sortenprobe konnte indessen nach meiner Farbenauffassung schwerlich als gelb bezeichnet werden sondern eher als blassgrün. In der Probe kamen auch Samen ohne Spuren von Grün vor, da solche aber auch in gewöhnlichen grünsamigen Markerbsenpartien vorkommen, konnte dies kein Erstaunen erwecken. Es war hauptsächlich dieser Unterschied in der Auffassung der Samenfarbe Goldkönigs, der mein Interesse für die Erblichkeitsverhältnisse dieser Sorte erweckte.

## I. KURZE LITERATURÜBERSICHT.

Eine kurze Zusammenfassung der bisher ausgeführten Untersuchungen über die Genetjk der »rezessiv gelben» Samenfarbe mag an dieser Stelle in der Einleitung ihren Platz finden, wenn auch die Ergebnisse weiter unten eingehender besprochen werden sollen.

Die von WHITE in seiner ersten Arbeit in dieser Hinsicht erhaltenen Resultate können am kürzesten in folgendem Schema zusammengefasst werden.

Gewöhnlich gelb — — — 3 gelb : 1 grün

Grün — — — 13 gelb : 3 grün

Goldkönig — — — 1 gelb : 3 grün

WHITE stellt ausser *I—i* ein neues Allelenpaar auf um diese Spaltungen zu erklären, nämlich *G—g*, entsprechend grüner—blassgelber Kotyledonenfarbe und ausserdem ein Gen für gelbe Kotyledonenfarbe, *Y*, dessen rezessives Gegenstück unbekannt ist. Die im Schema aufgenommenen Biotypen werden bezeichnet: gewöhnlich gelb, *YYGGII* — grün, *YYGGii* — Goldkönig, *YYggii*. — (Im weiteren wird JOHANNSENS Terminus »Gen» anstatt »Faktor» als kürzere Bezeichnung verwendet, die ohne Möglichkeit zu Irrtümern ohne Adjektiv benützt werden kann. Dabei wird natürlich nicht daran gedacht, dass das Wort Gen einen dem Umfange nach kleineren Begriff deckt als der in der genetischen Literatur mit dem Ausdruck Faktor meistens bezeichnete.)

In einer folgenden Arbeit (WHITE 1917 a) wurde diese Auffassung ohne Veränderungen wiedergegeben. Hier wird ausserdem ein Allelenpaar für die Goldkönig (und Gold von Blöcksberg) charakterisierende gelbe Blattfarbe contra normaler grüngelbgrüner Blattfarbe mit der Bezeichnung *O—o* aufgenommen. Als Grund für die phänotypische Differenz grüne und gelbe-gelbliche Hülse werden die Allelen *Gp—gp*

aufgestellt. — (Welche Sorten zu den Kreuzungen verwendet worden sind, wird nicht angegeben. Da aber die einzigen gelbhülsigen bzw. gelbblättrigen Sorten, die bei der Beschreibung der in Rede stehenden Eigenschaften erwähnt werden, Goldkönig und Gold von Blöcksberg sind, scheinen *O—o* und *Gp—gp* den Unterscheid zwischen diesen Sorten und normal grünen anzugeben.) — In der zunächst darauf folgenden Arbeit (1917 b) gibt indessen WHITE Goldkönig ausdrücklich als *ooGpGp* an, weshalb die schliesslichen Formeln für die oben genannten Biotypen folgende sein sollten: gewöhnlich gelb, *YYGGIIOO* — grün, *YYGGiiOO* — Goldkönig, *YYggiioo*.

PELLEW und SVERDRUP (1923) erwähnen einen Biotypus, der laut Beschreibung in bezug auf Kotyledonen-, Blatt- und Hülsenfarbe vollständig mit Goldkönig übereinstimmen soll. Dieser Biotypus ist in den Nachkommen nach einer aus Duke of Albany ausgewählten Pflanze mit reduzierten Stipeln spontan aufgetreten. Die Herstammung ist. übersichtlich angegeben, die folgende: Duke of Albany — 1 Pflanze mit reduzierten Stipeln aber im übrigen normal — 29 Pflanzen mit reduzierten Stipeln, ansonsten normale : 1 Pflanze mit reduzierten Stipeln und gelblichen Blättern und Hülsen sowie »pale yellow cotyledons». Die Nachkommen nach dieser letztgenannten Pflanze erwiesen sich im weiteren konstant.

Bei der Bearbeitung von Kreuzungen zwischen dieser Linie und anderen *Pisum*-Biotypen fanden PELLEW und SVERDRUP, dass die blassgelbe Kotyledonenfarbe gegenüber grüner rezessiv ist. Die Verfasser neigen am ehesten zur Annahme des Vorkommens folgender trimorpher Allelenserie, und dass dominant gelbe Kotyledonenfarbe nicht mit gelber Hülsenfarbe kombiniert werden kann.

a) »True dominant yellow cotyledons associated with green pods;
b) green cotyledons also associated with green pods;
c) pale cotyledons associated with yellow pods».

Die Erklärung von PELLEW und SVERDRUP kann demnach in folgendem Schema zusammengefasst werden.

| | |
|---|---|
| a) Gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | 3 a : 1 b |
| b) Grüne Kotyledonen, grüne Hülsen | 3 a : 1 c |
| c) Blassgelbe Kotyledonen, gelbe Hülsen | 3 b : 1 c |

Seitdem die in vorliegender Arbeit veröffentlichten Untersuchungen im Jahre 1925 begonnen worden waren, haben NEFF und WHITE (1927)

und SVERDRUP (1927) die Ergebnisse neuer Forschungen über die rezessiv gelbe Kotyledonenfarbe publiziert, die letztere mit Schlusssätzen, die die oben referierte Auffassung von PELLEW und SVERDRUP wesentlich verändern.

SVERDRUP (1927) fand, dass Pflanzen mit gelben Hülsen auch aus zweifellosen *II*-Samen entstehen konnten, weshalb wir es offenbar nicht, was PELLEW und SVERDRUP (1923) früher glaubten, mit Triallelie zu tun haben. Bei Kreuzung zwischen b) und c) in obenstehendem Schema wurde die $F_2$-Spaltung deutlich 3 grüne : 1 blassgelbe und nach der Kreuzung a) × c) gelbe : grüne : blassgelbe, aber mit einem so grossen Defizit für grüne, dass das Verhältnis weder als 9 : 3 : 4 noch als 12 : 3 : 1 gedeutet werden konnte. Blassgelbe $F_2$-Samen nach b) × c) und a) × c) gaben beide gelb- und grünhülsige $F_2$-Pflanzen, was auf spezielle Genen für blassgelbe Kotyledonen und gelbe Hülsen deutet. Die blassgelben Samen, die Pflanzen mit grünen Hülsen gegeben haben, könnten, hebt SVERDRUP hervor, indessen auch grüne nach gelb modifizierte Samen sein oder, da sie nach a) × c) vorkommen, fehlerhaft klassifizierte *II*-Samen darstellen. Ausserdem wird als nicht unwahrscheinlich angegeben, dass blassgelbe Kotyledonen eine frühere Manifestation des Gens sein könnten, das gelbe Hülsen und Blätter verursacht, eine Möglichkeit die auch PELLEW und SVERDRUP (1923) erwähnt haben.

Im Jahre 1927 veröffentlichten NEFF und WHITE die Ergebnisse einer Serie von Kreuzungen hinsichtlich verschiedener Chlorophylldefekte von *Pisum*, in denen auch Goldkönig teilnahm. In dieser Abhandlung wird die Kotyledonenfarbe nicht berührt, sondern nur die Blatt-, Stamm- und Hülsenfarbe, aber die Resultate haben in diesem Zusammenhang doch so grosses Interesse, dass es notwendig erscheint sie hier kurz zu streifen.

Die Varietäten, die von NEFF und WHITE besonders eingehend behandelt wurden, sind:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Goldkönig | (der Chlorophylldefekt | wird | »lemon» | genannt), |
| Gold von Blöcksberg | ( » | » | » | »gold» | » ), |
| Wachs Schwert | ( » | » | » | »canary» | » ). |

In bezug auf die Farbe ist die Reaktionsnorm dieser Varietäten unter normalen Verhältnissen in Kürze die folgende:

»lemon» — frühes vegetatives Stadium: Stammbasis weisslich, i. ü. grün — später: blassgelb bis blass grüngelb — junge Hülsen: grün — ausgebildete Hülsen: grünlich gelb;

»gold« — frühes vegetatives Stadium: Basalblätter hell, i. ü. grün — später: goldgelb — junge Hülsen: grün — ausgebildete Hülsen: klar gelb bis goldgelb;

»canary« — frühes vegetatives Stadium: grün — später: grün (im Blütenstand sind Blattnerven, Stamm, Blütenstengel und Kelch gelb) — junge Hülsen: gelb — ausgebildete Hülsen: schwächer gelb.

Die Spaltungen können am kürzesten folgendermassen zusammengefasst werden:

Grün × »lemon«. $F_1$: grün. $F_2$: 3 grüne : 1 »lemon«.
Grün × »gold«. $F_1$: grün. $F_2$: 3 grüne : 1 »gold«.
»Lemon« × »gold«. $F_1$: in frühem Stadium fast »lemon«, später fast »gold«. $F_2$: 3 »gold« : 1 »lemon«.
Grün × »canary«. $F_1$: grün. $F_2$: 3 grüne : 1 »canary«.
»Lemon« × »canary«. $F_1$: grün. $F_2$: 9 mit grünen Blättern, grünen Hülsen : 3 mit grünen Blättern, »canary« Hülsen : 3 mit »lemon« Blättern, grünen Hülsen : 1 mit »lemon« Blättern, »canary« Hülsen.
»Gold« × »canary«. $F_1$: grün. $F_2$: 9 mit grünen Blättern, grünen Hülsen : 3 mit grünen Blättern, »canary« Hülsen : 3 mit »gold« Blättern, grünen Hülsen : 1 mit »gold« Blättern, »canary« Hülsen.

Auf Grund dieser Ergebnisse stellen NEFF und WHITE eine trimorphe Allelenserie $O$—$o_r$—$o_y$ auf, die den Phänotypen grün—»lemon«—»gold« entsprechen soll. Für die Differenz grün—»canary« verwenden die Verff. (gleichwie WHITE 1917 b) die Genenbezeichnung *Gp*—*gp*. Die Formeln für die in Rede stehenden Typen sind demnach: grün, *OOGpGp* — »canary«, *OOgpgp* — »lemon«, $o_r o_r GpGp$ — »gold«, $o_y o_y GpGp$. Die schliessliche Bezeichnung von Goldkönig laut WHITE (1916) und NEFF und WHITE (1927) wird also, wenn man auch auf die Kotyledonenfarbe Rücksicht nimmt: $YYggiio_r o_r GpGp$. Wie »gold« sich in bezug auf die Kotyledonenfarbe verhält, geht aus den zitierten Arbeiten (die Ausgangssorte war indessen *II*) nicht hervor.

Sowohl die Arbeiten von NEFF und WHITE, PELLEW und SVERDRUP wie von SVERDRUP (l. c.) enthalten detaillierte Beschreibungen von Goldkönig bzw. der aus Duke of Albany entstandenen Linie mit blassgelben Kotyledonen, und auf Grund dieser kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass diese beiden Biotypen hinsichtlich Kotyledonen-, Blatt- und Hülsenfarbe phänotypisch identisch sind. Beide haben ausserdem bei Kreuzung mit normal grünen Biotypen mit grünen oder

normal gelben Kotyledonen in bezug auf Hülsenfarbe und Kotyledonenfarbe (die einzigen Eigenschaften hinsichtlich der die Darstellungen, soweit es die Kreuzungsversuche gilt, kommensurabel sind) so auffallend gleich reagiert, dass man auch zur Annahme berechtigt ist, dass die phänotypische Identität in den genannten Eigenschaften auf gleiche genotypische Konstitution beruht. Jedenfalls hat die englische Duke of Albany-Linie mit dem Allelenpaar *Gp*—*gp*, die Phänotypendifferenz grün—»canary» betreffend, nichts zu tun. M. a. W., die Aberrante aus Duke of Albany ist als $o_r o_r GpGp$ und nicht als *oogpgp* zu bezeichnen (PELLEW und SVERDRUP sowie SVERDRUP geben keine Genenbezeichnung).

Dies hat zur Folge, dass in der vollständigsten Zusammenstellung über die Koppelungserscheinungen bei *Pisum*, die bisher veröffentlicht worden ist (RASMUSSON 1927), ein paar Koppelungsgruppen geändert werden müssen. In der Gruppe 3 (l. c., S. 120), *A*—*Gp*—*I*, wo Koppelung zwischen *A* und *Gp* von HAMMARLUND (1923) und zwischen *I* und »*Gp*» von SVERDRUP (1927), sowie freie Kombination zwischen *I* und *A* von SVERDRUP (l. c.) festgestellt worden ist, ist *I* auszuscheiden, da die Koppelung *I*—*Gp* mit Sicherheit anstatt dessen auf *I*—*O* zu beziehen ist. HAMMARLUNDs Koppelung *A*—*Gp* wird dagegen hiervon nicht berührt. *I* wird anstatt dessen in die Gruppe 8 eingereiht, aus der, aus weiter unten zu besprechenden Gründen, *G* als eine unberechtigte Genenbezeichnung auszuscheiden ist. Wir erhalten demnach in der Gruppe 3 *A*—*Gp* und in der Gruppe 8 *I*—*O*.

In der vorstehenden Literaturübersicht sind nur die Hauptzüge der berührten Arbeiten, soweit sie für die folgende Darstellung von Bedeutung sind, erörtert worden. Die Besprechung der Einzelheiten wird, wie erwähnt, auf die folgenden Kapitel gespart.

## II. DAS MATERIAL.

In diesem Zusammenhang wird eine Beschreibung der zu den hier behandelten Versuchen verwendeten Sorten hinsichtlich der im folgenden berücksichtigten Eigenschaften gegeben. Angaben über die Linien dieser Sorten, die zur Verwendung gelangten, werden im Zusammenhang mit den Kreuzungsverzeichnissen in den entsprechenden Abteilungen gemacht. Die Populationen (in einigen Fällen wahrscheinlich Linien), aus denen die Elternlinien herstammen, haben sich während der vier Jahre, die ich sie in Kultur gehabt habe, hinsichtlich der in Frage stehenden Eigenschaften als vollkommen konstant erwiesen.

*Goldkönig.* Markerbse; blassgrüne — fast gelbe Hülsen mit kräftiger Membran; blassgrüne, zuweilen blassgelbe Kotyledonen (siehe übrigens NEFF und WHITEs Beschreibung). Abkürzung: *Gk.*

*Express.* Rundsamig; grüne Hülsen mit kräftiger Membran; grüne Kotyledonen. Abkürzung: *Ex.*

*Witham wonder.* Markerbse; grüne Hülsen mit kräftiger Membran; grüne Kotyledonen. Abkürzung: *W. w.*

*Linie 10.* Aus *W. w.* 1925. Bucklige Samen (Indent-Typus); grüne Hülsen mit kräftiger Membran; grüne Kotyledonen. I. ü. unterscheidet sich diese Linie von *W. w.* durch etwas höhere Pflanzen, kleinere relative Blattbreite und unregelmässigen Blütenbau, indem die Antheren oft zu einem Blumenblatt umgebildet sind. Die Untersuchungen in bezug auf diese Eigenschaften sind nicht abgeschlossen. Abkürzung: *L. 10.*

*Dippes majärt.* Rundsamig; grüne Hülsen mit kräftiger Membran; gelbe Kotyledonen. Abkürzung: *D. m.*

*Låg majärt.* Rundsamig; grüne Hülsen mit kräftiger Membran; gelbe Kotyledonen. Abkürzung: *L. m.*

*Lunds Sabel.* Nicht ganz runde Samen; grüne Hülsen ohne kräftige Membran (Zuckererbse); gelbe Kotyledonen. Abkürzung: *Ld.*

*Delikatess. Linie 11.* Markerbse; grüne Hülsen mit kräftiger Membran; gelbe Kotyledonen. In dieser letzten Hinsicht weicht diese Linie von gewöhnlicher Delikatess, die grüne Kotyledonen hat, ab. Indem ich mich der in den Publikationen von Alnarps Trädgårdars Försöksverksamhet (Staatliches Forschungsinstitut für Gemüsebau, Alnarp, Schweden) verwendeten Bezeichnungsweise anschliesse (LAMPRECHT, 1929, wo diese Linie unter der Bezeichnung *Delikatess II/28* beschrieben ist), verwende ich hier für diese Linie doch den Namen Delikatess. Abkürzung: *Dt. L. 11.*

## III. DIE KREUZUNGEN.

An dieser Stelle wird nur eine summarische Übersicht über die untersuchten Sortenkombinationen mitgeteilt, während Detaillangaben über die resp. Kreuzungen in den entsprechenden Abteilungen zu finden sind. Die Sortenkombinationen sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

## IV. METHODIK.

Das zu den Versuchen verwendete Pflanzenmaterial wurde in einfachen Reihen gestützt auf Eisendraht und mit 1 m Abstand zwischen

TABELLE 1. *Übersicht der Kreuzungen.*

| Eltern | Muttersorte | | | Vatersorte | | | Kreuzungen |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Samenform | Hülsenfarbe | Kotyledonenfarbe | Samenform | Hülsenfarbe | Kotyledonenfarbe | |
| D. m. × Gk. | rund | grün | gelb | runzlig | gelb | blass | I—IV |
| Rezipr. | runzlig | gelb | blass | rund | grün | gelb | V—VII |
| Gk. × L. m. | » | » | » | » | » | » | VIII |
| Ld × Gk. | schwach indent | grün | gelb | runzlig | gelb | blass | IX |
| Rezipr. | runzlig | gelb | blass | schwach indent | grün | gelb | X |
| Dt. L. 11 × Gk. | » | grün | gelb | runzlig | gelb | blass | XI—XIII |
| Rezipr. | » | gelb | blass | » | grün | gelb | XIV |
| Ex. × Gk. | rund | grün | grün | » | gelb | blass | XV—XVI |
| Rezipr. | runzlig | gelb | blass | rund | grün | grün | XVII |
| W. w. × Gk. | » | grün | grün | runzlig | gelb | blass | XVIII |
| Rezipr. | » | gelb | blass | » | grün | grün | XIX—XX |
| Gk. × L. 10 | » | » | » | indent | » | » | XXI |

den Reihen und etwa 10 cm zwischen den Samen gezogen. Sämtliche ausgesäeten Samen wurden vor der Saat untersucht, und die $F_2$-Kotyledonen in runde gelbe, runde grüne, runzlige gelbe und runzlige grüne sortiert. Diese Gruppen wurden in getrennten Parzellen mit verschiedenen Feldnummern ausgesäet. Als die Hülsen in ihrer Entwicklung genügend weit gekommen waren, um eine Klassifikation in grüne und blasse zuzulassen, wurde jeder Zweig mit blassen Hülsen mit einer roten Etikette gekennzeichnet. In dieser Weise erhielt eine blasshülsige Pflanze meistens mehrere Etiketten, was notwendig war, wenn man zuviele Manipulationen beim Merken der Pflanzen vermeiden wollte.

Die Untersuchung der Kotyledonenfarbe sowohl in $F_2$ wie $F_3$ erfolgte äusserst genau. In jedem zweifelhaften Fall wurde der Samen angeschnitten, oft an mehreren Stellen. Besonders bei Samen vom *rr*-Genotypus war die Klassifikation oft schwierig und erforderte eine innere Untersuchung einer sehr grossen Anzahl von Samen. In $F_2$ wurden die Samen nur in gelbe und grüne sortiert (ausser in einem Fall), während bei der $F_3$-Untersuchung eine Klasse mit »blassen» Kotyledonen eingeschoben wurde, d. h. Samen bei denen die grüne Farbe erheblich weniger stark als normal, zuweilen sogar so nahe gelb war, dass diese Samen bei oberflächlicher Betrachtung leicht fehlerhaft

klassifiziert werden konnten. Die Klasse »blasse Kotyledonen» in $F_3$ ging in der $F_2$-Analyse restlos in die Klasse »grüne Samen» ein.

Eine genaue Untersuchung der Kotyledonenfarbe ist vor allem deshalb unbedingt notwendig, da es sich um ein Material von sehr grosser Variabilität handelt. Auch wenn die Spaltung *I* : *ii* durch den Einfluss anderer Gene nicht gestört wird, kann indessen die phänotypische Äusserung von *I* bzw. *i* stark modifiziert werden, was übrigens von mehreren Forschern (HURST 1904, BATESON 1905, WHITE 1916, 1917 a u. b, MEURMAN 1924 u. a.) hervorgehoben wird. So werden *ii*-Samen oft zu solcher Ähnlichkeit mit *I*-Samen modifiziert, dass auch die genaueste Untersuchung sie nicht als grüne identifizieren kann, während Modifikationen in die entgegengesetzte Richtung viel seltener sind.

Meiner Erfahrung nach wird gelbe Kotyledonenfarbe nur bei unreifen Samen nach grün modifiziert, ob es sich nun um Markerbsen oder um rundsamigen Sorten handelt, und derartige schlecht entwickelte Samen sollen natürlich bei einer Bearbeitung von *I* : *ii*-Kreuzungen nicht berücksichtigt werden. Eine Ausnahme hiervon bilden wenigstens gewisse Zuckererbsensorten. Bei diesen kann man zuweilen anscheinend voll entwickelte Samen finden, die, obgleich sie *II*-Kotyledonen enthalten, eine deutlich wenn auch ziemlich schwach grüne Kotyledonenfarbe haben.

Eine vollständige Veränderung in die entgegengesetzte Richtung (*ii*-Samen zu ganz gelben modifiziert) ist bei Sorten mit runden Samen (*R*) sehr selten, dagegen kommt es oft vor, dass *iiR*-Kotyledonen teilweise gelb sind, vor allem bei sehr »harter» Reife und bei Befall von *Grapholitha* sp. Bei *iirr*-Samen geht das Erblassen, wenn diese gut ausgereift sind, oft so weit, dass es, wie schon erwähnt, unmöglich ist sie als grüne wiederzuerkennen (siehe übrigens Fig. 3, S. 257).

Sobald solche Eigenschaften wie der Grad der Reife u. a. das phänotypische Hervortreten von *I* und *i* beeinflussen, ist es selbstverständlich, dass verschiedene Varietäten sich in sehr verschiedenem Grade modifizierbar erweisen werden. Es wirken also mit Sicherheit sowohl äussere Faktoren wie verschiedene Genen auf die Ausbildung der grünen und gelben Samenfarbe ein, weshalb oben Angeführtes natürlich als Durchschnittsregel mit manchen Ausnahmen aufzufassen ist.

**In dem in dieser Arbeit behandelten Material, wo ausser *I* noch ein Gen direkt die Kotyledonenfarbe beeinflusst, ist die Variation bedeutend grösser als in gewöhnlichen Fällen und verursacht sehr grosse**

Klassifikationsschwierigkeiten. Trotz aller Vorsichtsmassnahmen hat es doch nicht vermieden werden können, dass die aufgestellten Phänotypenklassen den Genotypenklassen, die sie repräsentieren sollten, mitunter recht schlecht entsprechen, was im folgenden an mehreren Stellen sich zeigen wird.

## V. DIE $F_1$-GENERATION.

Tabelle 2 gibt eine kurze Übersicht über die Eigenschaften der $F_1$-Kotyledonen. Wenn Gk. mit *II*-Sorten gekreuzt wird, hat $F_1$ wirklich gelbe und bei der Kombination Gk. × *ii* typisch grüne Kotyledonen.

TABELLE 2. *Kotyledoneneigenschaften der $F_1$-Generation.*

| Kreuzung | Kombination | Kotyledonenfarbe | Kotyledonenform |
|---|---|---|---|
| I—IV | Rund, gelbe × Gk. | Gelb | Rund |
| V—VII | Reziprok | » | Bucklig (etwa intermediär) |
| VIII | Gk. × rund, gelb | » | » (reziprok: rund; nur $F_1$) |
| IX | Nicht ganz rund, gelb × Gk. | » | Rund |
| X | Reziprok | » | Nicht ganz rund |
| XI—XIII | Runzlig, gelb × Gk. | » | Runzlig |
| XIV | Reziprok | » | » |
| XV—XVI | Rund, grün × Gk. | Grün | Rund |
| XVII | Reziprok | » | Bucklig (etwa intermediär) |
| XVIII | Runzlig, grün × Gk. | » | Runzlig |
| XIX—XX | Reziprok | » | » , aber weniger ausgeprägt |
| XXI | Gk. × bucklig, grün | » | Bucklig (etwa intermediär) |
| (Gradus × Gk.) | Runzlig, gelb × Gk. | Gelb | Runzlig |
| (Gk. × Gradus) | Reziprok | » | » , aber weniger ausgeprägt |

Diese Resultate stimmen überein mit denen von WHITE (1916), PELLEW und SVERDRUP (1923) sowie SVERDRUP (1927). Die $F_1$-Hülsenfarbe war in allen Verbindungen zwischen Gk. und grünhülsigen Sorten grün, was die angeführten Forscher auch gefunden haben.

Die Kotyledonenform zeigt in $F_1$ ein eigentümliches Verhalten, das als für diese Untersuchung belanglos allerdings nicht näher behandelt werden soll, auf das ich aber ohne einen Versuch zur Erklärung auf-

merksam machen will. Wie aus Tab. 2 hervorgeht, hat die Eigenschaft runde Samen in allen Verbindungen *RR* × Gk. vollkommen dominiert. In der Kreuzung IX sind die $F_1$-Samen (richtiger die $F_1$-Kotyledonen) merkbar runder als die Samen der *P*-Sorte, die das *R*-Gen eingeführt hat. Diese Sorte (Ld) hat nämlich, wie schon erwähnt, nicht ganz runde Samen. Die reziproken Kombinationen, Gk. × *RR*, haben dagegen durchweg unvollständige Dominanz für runde Samen gezeigt. Kreuzung X (reziprok zu IX) zeigt hier den gleichen Phänotypus wie die Vatersorte, d. h. nicht ganz runde Samen.

Nach der Verbindung *rr* × Gk. (die Kreuzungen XI—XIII und XVIII sowie Gradus × Gk., die zum Vergleich mitgenommen wurde) sind typisch runzlige $F_1$-Samen entstanden, während die reziproken Verbindungen weniger ausgeprägt runzlige Samen in den Kreuzungen XIX—XX und Gk. × Gradus gegeben haben. Die Kreuzungen XI XIII und die reziproke XIV haben in $F_1$ den gleichen Typus gegeben. der einzige Fall da dies vorgekommen ist.

Einige andere Fälle, wo reziproke Kreuzungen in anderem Zusammenhang untersucht worden sind, verdienen hier zum Vergleich angeführt zu werden.

| | | |
|---|---|---|
| D.m. × Gradus. | $F_1$-Samen: | rund. |
| Reziprok. | » | bucklig. |
| First crop × Gradus. | » | rund. |
| Reziprok. | » | annähernd intermediär. |
| Ex. × Dt. L. 11. | » | rund. |
| Reziprok. | » | bucklig. |
| Rekord (bucklig) × W.w. | » | » |
| Reziprok. | » | » |
| Dt. L. 11 × W.w. | » | runzlig. |
| Reziprok. | » | » |

## VI. SPALTUNG IN BEZUG AUF DIE KOTYLEDONENFARBE.

### 1. KREUZUNGEN Gk. × BIOTYPEN MIT GRÜNEN KOTYLEDONEN UND HÜLSEN.

Kreuzungen von diesem Typus sind folgende untersucht worden:

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| XV. | Ex. | Linie | 16 × Gk. Pop. | | | $F_2$-Kotyledonen | 1926. | $F_3$ nicht untersucht. |
| XVI. | » | » | 17 × » | » | | » | » | » » » |
| XVII. | Gk. | » | 28 × Ex. | Linie | 18. | » | » | » » » |
| XVIII. | W.w. | » | 19 × Gk. | » | 22. | » | 1927. | $F_3$-Kotyledonen 1928. |
| XIX. | Gk. | » | 29 × W.w. | » | 19. | » | 1926. | $F_3$ nicht untersucht. |
| XX. | » | » | 22 × » | » | 19. | » | 1927. | $F_3$-Kotyledonen 1928. |
| XXI. | » | Pop. | × L. 10. | | | » | 1926. | $F_3$ nicht untersucht. |

TABELLE 3. *Spaltungszahlen in $F_2$ und $F_3$ nach grünen Kotyledonen und Hülsen × Gk.*

| Kreuzung | $F_2$-Phänotypus | Generation | Gefundene Zahlen | | | Pro 4 gefundenes Verhältnis | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | gelbe | blass—grüne | grüne | gelbe | blasse + grüne | $D:m_k$ [1] | gelbe + blasse | grüne | $D:m_k$ [2] |
| XV *R* | — | $F_2$ | 0 | | 88 | — | — | — | — | | — |
| » *rr* | — — | » | 0 | — | 25 | — | | | | — | — |
| XVI *R* | — — | » | 0 | — | 121 | | — | | — | — | — |
| » *rr* | — — | » | 0 | — | 34 | — | | | — | — | — |
| XVII *R* | — — | » | 0 | — | 241 | — | — | | — | | — |
| » *rr* | — — | » | 0 | — | 87 | — | — | | — | — | — |
| XVIII | — — | » | 24 | 33 | 124 | 0,53 | 3,47 | 3,64 | 1,25 | 2,75 | 1,94 |
| » | Grüne Samen, grüne Hülsen | $F_3$ | 65 | 123 | 722 | 0,29 | 3,71 | 12,46 | 0,83 | 3,17 | 2,98 |
| » | » » gelbe » | » | 41 | 11 | 0 | 3,15 | 0,85 | 8,96 | 4,00 | 0 | 4,16 |
| » | Gelbe Samen, grüne » | » | 23 | 68 | 154 | 0,38 | 3,62 | 5,59 | 1,49 | 2,51 | 4,41 |
| » | » » gelbe » | » | 43 | 135 | 51 | 0,75 | 3,25 | 2,19 | 3,11 | 0,89 | 18,51 |
| XIX | — — | $F_2$ | 0 | 26 | 67 | 0 | 4,00 | 5,55 | 1,12 | 2,88 | 0,67 |
| XX | — — | » | 11 | — | 240 | 0,18 | 3,82 | 7,52 | 0,18 | 3,82 | 7,53 |
| » | Grüne Samen, grüne Hülsen | $F_3$ | 162 | 167 | 1013 | 0,48 | 3,52 | 11,06 | 0,98 | 3,02 | 0,43 |
| » | » » gelbe » | » | 67 | 177 | 35 | 0,96 | 3,04 | 0,39 | 3,50 | 0,50 | 24,02 |
| » | Gelbe Samen, grüne » | » | 24 | 79 | 180 | 0,34 | 3,66 | 6,41 | 1,46 | 2,54 | 4,46 |
| » | » » gelbe » | » | 2 | 8 | 24 | 0,24 | 3,76 | 2,56 | 1,18 | 2,82 | 0,40 |
| XXI *R* | — — | $F_2$ | 0 | 0 | 90 | — | | | — | — | — |
| » *rr* | — — | » | 0 | 8 | 26 | 0 | 4,00 | 3,37 | 1,23 | 2,77 | 0,77 |
| Summe $F_2$ 1927 | | | 35 | 33 | 364 | 0,32 | 3,68 | 8,19 | 0,63 | 3,37 | 4,46 |
| Summe $F_3$ 1928: grüne Samen, grüne Hülsen | | | 227 | 290 | 1735 | 0,40 | 3,60 | 16,22 | 0,92 | 3,08 | 2,16 |
| » » » » » gelbe » | | | 108 | 188 | 35 | 0,40 | 3,60 | 6,32 | 3,58 | 0,42 | 27,16 |
| » » » gelbe Samen, grüne » | | | 47 | 147 | 334 | 0,36 | 3,64 | 8,89 | 1,47 | 2,53 | 6,53 |
| » » » » » gelbe » | | | 45 | 143 | 75 | 0,68 | 3,32 | 2,98 | 2,86 | 1,14 | 17,37 |
| Summe $F_3$: grüne Hülsen | | | 274 | 437 | 2069 | 0,39 | 3,61 | 18,58 | 1,02 | 2,98 | 0,61 |
| » » gelbe Hülsen | | | 153 | 331 | 110 | 1,03 | 2,97 | 0,44 | 3,26 | 0,74 | 32,74 |

Die Spaltungsresultate sind in Tab. 3 zusammengestellt und aus denselben ergibt sich, dass die Spaltungen — wenn es sich nun immer um solche handelt — in hohem Grade unregelmässig sind und nur in einzelnen Fällen an das Verhältnis 3 : 1 erinnern, ob man nun blasse + gelbe Samen oder nur solche, denen jede Spur von Grün fehlt, zur Rezessivklasse zählt.

[1] Erwartetes Verhältnis: 3 blasse + grüne : 1 gelbe.

[2] Erwartetes Verhältnis: 3 grüne : 1 blasse + gelbe.

Dass wir es hier mit weitgehender Modifizierbarkeit zu tun haben, ist offenbar. Einen Beweis hierfür finden wir auch darin, dass $F_2$ 1926 (Kreuz. XV—XVII, XIX und XXI) nicht einen einzigen Samen ergab, der nicht als grün hätte klassifiziert werden können, während $F_2$ 1927 etwa 9 % Samen enthielt, denen jede Spur von Grün fehlte — (Es soll erwähnt werden, dass $F_2$ 1926 und 1927 an verschiedenen Stellen mit ganz verschiedenem Boden gebaut worden sind: 1926 feuchter torfartiger Boden, 1927 trockener Sandboden.)

Ausserdem ist es auffallend, dass die Spaltung in $F_3$ nach gelben und grünen $F_2$-Samen ziemlich gleichartig ist. So ist die Anzahl grüner

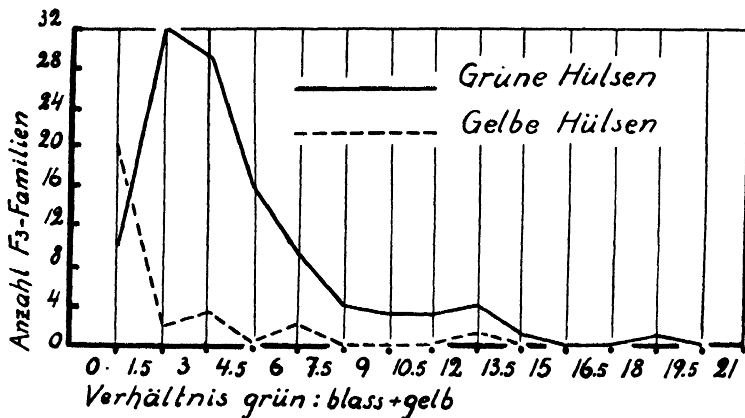



Fig. 1. Frequenz verschiedener Werte des Verhältnisses Anzahl grune: Anzahl blassgrüne + gelbe Kotyledonen auf $F_2$-Pflanzen mit grünen bzw. blassgelben Hulsen nach Kreuzungen grüne Kotyledonen und grune Hülsen < Gk.

pro 4 nach grünen Samen 3,08 und nach gelben Samen 2,53 im grünhülsigen Teil, sowie 0,12 und 1,14 im gelbhülsigen Teil. Dies deutet ja keineswegs auf einen durchgehenden genotypischen Unterschied zwischen den gelben und grünen $F_2$-Samen.

Kreuzungen zwischen Sorten mit gewöhnlich gelber Kotyledonenfarbe und solchen mit grünen Kotyledonen geben nie eine so unregelmässige Phänotypenverteilung wie die hier behandelte. Es ist deshalb vollkommen berechtigt anzunehmen, dass wir es hier mit einem oder mehreren Genen ausser *I—i* zu tun haben, die einen Einfluss auf die Kotyledonenfarbe und auch auf ihr Variationsvermögen besitzen. Schon gestützt auf Tab. 3 können wir behaupten, dass die genotypische Grundlage für die Eigenschaftdifferenz grüne Hülse—gelbe Hülse einen solchen Einfluss hat. Das Verhältnis grün : blass + gelb in $F_3$ nach

TABELLE 4. *Verteilung der $F_3$-Familien (im Anschluss an Tab. 3).*

| Kreuzung | $F_2$-Phänotypus | | $F_3$-Familien | | | | | | | n |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | konstante | | | spaltende | | | | |
| | Kotyledonen | Hülsen | grüne | blasse | gelbe | grün : blass : gelb | grün : blass | grün : gelb | blass : gelb | |
| XVIII | grüne | grüne | 37 | 0 | 0 | 18 | 14 | 3 | 0 | 72 |
| | » | gelbe | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | gelbe | grüne | 1 | 2 | 0 | 4 | 5 | 0 | 0 | 12 |
| | » | gelbe | 0 | 6 | 0 | 4 | 1 | 0 | 2 | 13 |
| | Summe | grüne | 38 | 2 | 0 | 22 | 19 | 3 | 0 | 84 |
| | Summe | gelbe | 0 | 6 | 0 | 4 | 1 | 0 | 4 | 15 |
| XX | grüne | grüne | 43 | 3 | 0 | 25 | 18 | 2 | 1 | 92 |
| | » | gelbe | 2 | 10 | 0 | 2 | 1 | 0 | 6 | 21 |
| | gelbe | grüne | 7 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 9 |
| | » | gelbe | 8 | 3 | 0 | 5 | 5 | 0 | 0 | 21 |
| | Summe | grüne | 50 | 3 | 0 | 27 | 18 | 2 | 1 | 101 |
| | Summe | gelbe | 10 | 13 | 0 | 7 | 6 | 0 | 6 | 42 |
| XVIII + XX | Summe | grüne | 88 | 5 | 0 | 49 | 37 | 5 | 1 | 185 |
| | Summe | gelbe | 10 | 19 | 0 | 11 | 7 | 0 | 10 | 57 |

Pflanzen mit gelben Hülsen nähert sich fast dem inversen Wert des gleichen Verhältnisses für Pflanzen mit grünen Hülsen.

Besonders auffallend erscheint der Zusammenhang zwischen der Hülsenfarbe und der Reaktionsnorm der Kotyledonenfarbe in der graphischen Darstellung in Fig. 1, wo die Einheiten der Abszisse das Verhältnis grüne : blasse + gelbe Kotyledonen und die der Ordinate die Anzahl $F_3$-Familien bezeichnen. Die am meisten frequentierten Quotenklassen für die von Pflanzen mit grünen Hülsen stammenden $F_3$-Familien liegen um 3, während die zahlreichste Klasse für $F_3$-Familien nach gelbhülsigen $F_2$-Pflanzen den Mittelwert 0,75 hat. Wenn wir es in diesem Material überhaupt mit einer monohybriden Spaltung in bezug auf Kotyledonenfarbe zu tun haben, deutet das in Fig. 1 illustrierte Verhältnis darauf hin, dass diese Spaltung an grünhülsigen Pflanzen stattfindet, während die gelbhülsigen Pflanzen in bezug auf blasse—gelbe Kotyledonenfarbe konstant sind und ausserdem, dass die Modifizierbarkeit sehr gross ist.

Die Verteilung der $F_3$-Familien (Tab. 4) ist auch eine höchst un-

regelmässige und bildet keine Stütze dafür, dass ein 1 : 2 : 1-Verhältnis vorliegt.

In Fig. 2 sind die Prozentzahlen für die Gruppen konstant grüne—spaltende grün : blass : gelb, grün : blass und grün : gelb—konstant blasse, gelbe und blasse + gelbe graphisch dargestellt. Aus dieser geht hervor, dass die Verteilung nach gelbhülsigen und grünhülsigen $F_2$-Pflanzen sehr verschieden ist. Nach grünhülsigen Pflanzen gibt es sehr wenige konstant blass- und gelbsamige Familien, während spaltende und vor allem konstant grüne Familien nach gelbhülsiger $F_2$ in der Minderheit sind. Der Zusammenhang der Hülsenfarbe mit der Kotyledonenfarbe kommt also auch hier mit grosser Deutlichkeit zum Ausdruck.

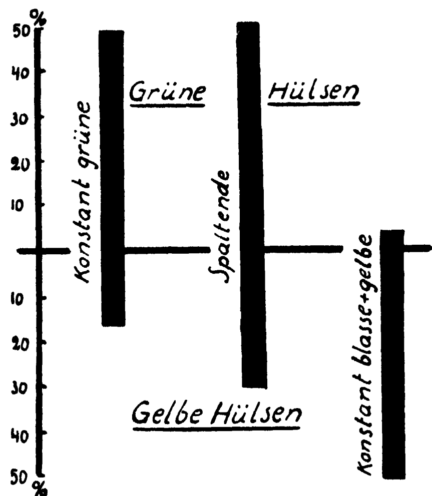



Fig. 2. Prozent konstante und spaltende Familien nach $F_2$-Pflanzen mit grünen bzw. gelben Hülsen in Kreuzungen Gk. × grune Kotyledonen und Hulsen.

Wenn die oben ausgesprochene Vermutung, dass die Kotyledonenfarbe in den hier behandelten Kreuzungen nur an grünen Pflanzen spaltet, richtig ist, ist es offenbar, dass die Familien, die in Tab. 4 und Fig. 2 phänotypisch konstant oder spaltend sind, sicher nicht immer genotypisch konstant bzw. spaltend sind. Die konstant blassen und gelben Familien nach grünen $F_2$-Pflanzen und die konstant grünen und »spaltenden» nach gelben Pflanzen sollten nach der Erwartung nicht vorkommen. Wenn die Voraussetzung fehlerfrei ist, beruht das Vorhandensein dieser Gruppen auf der Modifizierbarkeit des Materiales hinsichtlich der Kotyledonenfarbe, und dann ist es auch möglich, ja wahrscheinlich, dass die Disproportion zwischen konstant grünen und spaltenden Familien nach grünhülsigen $F_2$-Pflanzen auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist.

Unter den 242 untersuchten Familien ist nicht eine einzige konstant gelbe aufgetreten. Diese Tatsache stimmt gut mit der Erscheinung überein, dass sowohl die gelben wie grünen $F_2$-Samen zu spaltenden Familien geführt haben. Das Verhältnis pro 4 konstant grüne : spaltende : konstant blasse und gelbe ist nach grünen $F_2$-Samen 2,0 : 1,9 : 0,1 und nach gelben $F_2$-Samen 1,5 : 2,1 : 0,4 (hier sind nur grün-

hülsige $F_2$-Pflanzen berücksichtigt worden). Die oben behandelten Spaltungszahlen für $F_3$ nach grünen bzw. gelben $F_2$-Samen geben summiert 3,08 bzw. 2,53 grüne pro 4, welches Resultat auch mit den eben genannten übereinstimmt. Alle diese Tatsachen zeigen, dass die Phänotypengruppen grüne—gelbe Kotyledonen in $F_2$ nicht zwei entsprechende Genotypengruppen decken.

*Zusammenfassung.* — 1) Monohybride Spaltung *grüne* : *gelbe* Kotyledonen hat nicht nachgewiesen werden können.

2) Die Phänotypenklassen *grüne—gelbe* $F_2$-Kotyledonen sind nicht genotypisch distinkt.

3) Die summierten Spaltungszahlen in $F_3$ für $F_2$-Pflanzen mit grünen Hülsen geben das Verhältnis 3 : 1, wenn *blassgrüne* + *gelbe* als rezessiv gezählt werden, dagegen nicht wenn nur *gelbe* dahingerechnet werden.

4) Die Mehrzahl der spaltenden $F_3$-Familien nach grünhülsigen $F_2$-Pflanzen gruppiert sich um das Verhältnis dom. : rez. = 3 (nach den gleichen Voraussetzungen wie unter 3).

5) Die Charaktere sind in hohem Grade modifizierbar, was eine Gruppierung in Genotypenklassen sehr unsicher macht, auch wenn auf $F_3$ Rücksicht genommen wird.

6) Die Reaktionsnorm in bezug auf die Kotyledonenfarbe ist in $F_3$ für $F_2$-Pflanzen mit gelben und grünen Hülsen deutlich verschieden.

7) Die genotypische Grundlage für grüne bzw. gelbe Hülsenfarbe bei Gk. beeinflusst also auch die Kotyledonenfarbe.

8) Die in diesen Kreuzungen stark auffallende Modifizierbarkeit ist sicherlich genotypisch bedingt, da eine gewöhnliche *I* : *ii*-Spaltung nie Störungen von solcher Stärke aufweist.

*Diskussion.* — WHITE (1916) hat in Kreuzungen vom hier behandelten Typus regelrechte monohybride Spaltung grün : »yellow or yellowish» gefunden. Die zweite spaltende Generation ist indessen nicht untersucht worden. WHITE stellt auf Grund dieser Ergebnisse ein neues Allelenpaar *G—g* auf, in dem *G* grüne Kotyledonenfarbe und *gg* gelbe verursacht. Das Gen *I* ist im Verhältnis zu *G* epistatisch. Ausserdem stellt WHITE ein Gen *Y* auf, das der gelben Kotyledonenfarbe entspricht und im Verhältnis zu *G* hypostatisch ist. Da dieses Gen aber im heterozygotischen Zustand nicht festgestellt ist, können wir hier von demselben als ganz hypothetisch und ausserdem überflüssig absehen. Für

den Unterschied grüne Hülsen—gelbe Hülsen bei Gk. stellen NEFF und WHITE (1927) das Allelenpaar $O$—$o_r$ auf.

Kreuzungen des Typus, mit dem wir uns hier beschäftigen, sind nach der Formulierung von WHITE und NEFF und WHITE (abgesehen von $Y$) $GGiiOO \times ggiio_ro_r$ und geben als Resultat 3 $Gii$ : 1 $ggii$ und 3 $O$ : 1 $o_ro_r$, wenn jedes Allelenpaar für sich behandelt wird. PELLEW und SVERDRUP (1923) und SVERDRUP (1927) haben auch eine Spaltung in grüne : gelbe Kotyledonen, entsprechend 3 : 1, gefunden.

Auch bei WHTIE (1916) zeigen Kreuzungen von diesem Typus eine sehr grosse Variation im Verhältnis zwischen den Phänotypenklassen, was indessen in der Abhandlung nicht hervorgehoben wird. Berechnet man den Quotienten grün : gelb für die verschiedenen $F_2$-Parzellen von WHITE (l. c., Tab. III c), erhält man folgende Serie: ∞, ∞, 13, 12, 7,2, 6, 4,4, 4, 4, 4, 3,3 2,4, 1,9 und 1,1. Die Variation ist also hier wie in meinen Versuchen sehr gross, wenn auch die Schlusssumme bei WHITE recht gut mit dem Verhältnis 3 : 1 übereinstimmt. Die vielen ? in der Tabelle von WHITE deuten auch darauf hin; in der Tabelle über Kreuzungen zwischen gewöhnlichen gelben und grünen fehlen sie. PELLEW und SVERDRUP sowie SVERDRUP (l. c.) erwähnen nichts über derartige Schwankungen.

Übrigens widersprechen meine Resultate den Schlussätzen der zitierten Verfasser nicht in allen Hinsichten. Gleichzeitig ist es aber auf Grund der Reaktionsweise des Materials schwierig eine für sämtliche Tatsachen gemeinsame Stütze zu finden. Die endgültige Diskussion kann indessen erst weiter unten erfolgen wenn mehrere Tatsachen zum Vergleich vorliegen. Ein von WHITE (1917 b) und SVERDRUP (1927) veröffentlichter Koppelungsfall $G$—$O$ wird deshalb an dieser Stelle auch nicht behandelt.

Als Schlussurteil über die in diesem Teil behandelten Kreuzungen kann gesagt werden, dass sie keine Resultate ergeben haben, die eine Lösung der Erblichkeitsverhältnisse der »rezessiv gelben» Samenfarbe ermöglichen, wenn sie auch gewisse Tatsachen von Wert für eine solche geliefert haben.

## 2. DIE SPALTUNG IM *R*-TEIL DER KREUZUNGEN Gk. × BIOTYPEN MIT GELBEN, RUNDEN KOTYLEDONEN UND GRÜNEN HÜLSEN.

In dieser Abteilung werden folgende Kreuzungen behandelt:

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I. | D.m. | Linie | 13 × | Gk. | Linie | 24. | $F_2$-Kotyledonen | 1926. $F_3$ nicht untersucht. |
| II. | » | » | 12 × | » | » | 25. | » | » » » » |
| III. | » | » | 14 × | » | » | 26. | » | » » » » |
| IV. | » | » | 12 × | » | » | 20. | » | 1927. $F_3$-Kotyledonen 1928. |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| V. | Gk. | Linie | 22 × D.m. | Pop. | | $F_2$-Kotyledonen | 1926. | $F_3$ nicht untersucht. | | |
| VI. | » | » | 27 × | » | » | » | » | » | » | » |
| VII. | » | » | 20 × D.m. | Linie | 12. | » | 1927. | $F_3$-Kotyledonen 1928. | | |
| VIII. | » | » | 20 × L.m. | » | 15. | » | » | » | | » |
| IX. | Ld | » | 1 × Gk. | » | 23. | » | » | » | | » |
| X. | Gk. | » | 23 × Ld | » | 1. | » | » | » | | » |

Dass jener Teil der spaltenden Generationen dieser Kreuzungen, der runde Samen hat, für sich behandelt wird, beruht darauf, dass dieser Teil für die genetische Analyse der rezessiv gelben Kotyledonenfarbe besonders wichtig sein dürfte, da man hier damit rechnen kann, dass der störende Einfluss der Milieufaktoren so weit als möglich eliminiert ist. Schon in einem früheren Kapitel ist erwähnt worden, dass die grüne Kotyledonenfarbe der *R*-Samen dem Erblassen weit weniger ausgesetzt ist als die der *rr*-Samen. Hier, wo die vom Milieu ausgelöste Variabilität noch viel grösser ist als wenn nur *I*—*i* spaltet, ist dieser Umstand besonders wertvoll, vorausgesetzt dass das Vorhandensein von *R* auch die hier sicherlich durch die genotypischen Verhältnisse verursachte grössere Empfindlichkeit gegenüber Milieuunterschieden zu neutralisieren vermag. Bei der direkten Untersuchung des Materials zeigte es sich bald, dass dies der Fall war, weshalb ich auch beschloss den *R*- und *rr*-Teil der Spaltungen gesondert zu behandeln. Leider wurden auf Grund bereits erwähnter Umstände die Kreuzungen der vorigen Abteilung, die in *R* : *rr* spalteten, nicht in $F_3$ verfolgt.

Die Zahlen in Tab. 5 bilden einen deutlichen Beweis dafür, dass hier eine regelrechte monohybride Spaltung vorliegt, weshalb eine weitere Erörterung überflüssig erscheint. Die Differenzen überschreiten in keinem Falle die Fehlergrenzen (mit Ausnahme von VII, $F_3$, gelbe Kotyledonen, gelbe Hülsen, deren Abweichung unter [3] erklärt wird).

Will man die Spaltungen nach dem Verhältnis 13 : 3 deuten, stösst man dagegen oft auf Schwierigkeiten und mit den summierten Zahlen gelingt dies nur in zwei Fällen.

In der Kreuzung X ist der Mangel an grünen Samen in $F_3$ nach gelbsamiger und gelbhülsiger $F_2$ auffallend gross. Die Anzahl grüner pro 4 beträgt hier 0,33 gegenüber 1,08 nach grünhülsiger $F_2$, was auf die $F_3$-Summe für diese $F_2$-Gruppe so einwirkt, dass die Zahlen mit den auf Grund des $F_2$-Verhältnisses 13 : 3 in $F_3$ erwarteten beträchtlich besser übereinstimmen als mit 3 : 1. Der zweite Fall, wo kommensurable Zahlen vorhanden sind (Kreuz. IV), zeigt keine solche Diffe-

TABELLE 5. *Spaltungszahlen in $F_2$ und $F_3$ in R-Teil nach gelben Kotyledonen und grünen Hülsen $\times$ Gk.*

| Kreuzung | $F_2$-Phänotypus | Generation | Gefundene Anzahl | | Pro 4 gefundenes Verhaltnis | | | Pro 16 gefundenes Verhältnis | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | gelbe | grüne | gelbe | grüne | $D.m_k$ | gelbe | grüne | $D.m_k$ [2] |
| I | — — | $F_2$ | 90 | 22 | 3,21 | 0,79 | 1,28 | 12,86 | 3,11 | 0,24 |
| II | — — | » | 58 | 15 | 3,18 | 0,82 | 0,89 | 12,67 | 3,33 | 0,45 |
| III | — — | » | 73 | 17 | 3,24 | 0,76 | 1,31 | 12,98 | 3,02 | 0,03 |
| IV | — — | » | 80 | 27 | 2,99 | 1,01 | 0,06 | 11,96 | 4,04 | 1,72 |
| » | Gelbe Kotyledonen, grüne Hulsen | $F_3$ | 149 | 60 | 2,85 | 1,15 | 1,25 | 11,41 | 4,59 | 2,80 [3] |
| » | » » gelbe » | » | 17 | 7 | 2,83 | 1,17 | 0,48 | 11,33 | 1,67 | 1,03 |
| » | Grüne Kotyledonen, » » | » | Keine Spaltung | | | — | | — | | — |
| V | — | $F_2$ | 154 | 51 | 3,01 | 0,99 | 0,08 | 12,02 | 3,98 | 2,25 |
| VI | — | » | 154 | 50 | 3,02 | 0,98 | 0,17 | 12,08 | 3,92 | 2,10 |
| VII | — — | » | 67 | 39 | 2,53 | 1,47 | 2,79 | 10,12 | 5,88 | 4,74 |
| » | Gelbe Kotyledonen, grüne Hulsen | $F_3$ | 245 | 95 | 2,88 | 1,12 | 1,28 | 11,53 | 4,47 | 3,23 |
| » | » » gelbe » | » | 0 | 48 [1] | — | — | | | — | |
| VIII | — — | $F_2$ | 46 | 9 | 3,35 | 0,65 | 1,50 | 13,38 | 2,62 | 0,45 |
| » | Gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | $F_3$ | 315 | 113 | 2,94 | 1,06 | 0,72 | 11,78 | 4,22 | 2,83 |
| » | Grüne Kotyledonen, grüne Hülsen | » | Keine Spaltung | | | — | | | | — |
| » | » » gelbe » | » | » | » | | — | — | | — | |
| IX | — — | $F_2$ | 15 | 6 | 2,86 | 1,14 | 0,39 | 11,43 | 4,57 | 1,21 |
| X | — — | » | 270 | 89 | 3,01 | 0,99 | 0,11 | 12,03 | 3,97 | 2,94 |
| » | Gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | $F_3$ | 849 | 315 | 2,92 | 1,08 | 1,57 | 11,67 | 4,33 | 5,25 |
| » | » » gelbe » | » | 22 | 2 | 3,67 | 0,33 | 1,89 | 14,67 | 1,33 | 1,51 |
| » | Grüne Kotyledonen, grüne » | » | Keine Spaltung | | | | — | — | | |
| » | » » gelbe » | » | » | » | | | | | — | — |
| Summe $F_2$ 1926 | | | 529 | 155 | 3,09 | 0,91 | 1,36 | 12,38 | 3,62 | 2,60 |
| » » 1927 | | | 478 | 170 | 2,95 | 1,05 | 0,73 | 11,80 | 4,20 | 1,89 |
| » » 1926—1927 | | | 1007 | 325 | 3,02 | 0,98 | 0,42 | 12,10 | 3,90 | 5,26 |
| » $F_3$ 1928: gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | | | 1558 | 583 | 2,91 | 1,09 | 2,40 | 11,61 | 4,36 | 7,83 |
| » » » : gelbe Kotyledonen, gelbe Hülsen | | | 39 | 9 | 3,25 | 0,75 | 1,00 | 13,00 | 3,00 | 0,85 |
| » » » | | | 1597 | 592 | 2,92 | 1,08 | 2,16 | - | - | |
| Summe aller Spaltungszahlen | | | 5208 | 1834 | 2,96 | 1,04 | 1,94 | — | - | — |

[1] Diese Samen stammen von 2 Pflanzen, die wahrscheinlich von zwei genotypisch grünen aber fehlerhaft klassifizierten $F_2$-Samen herstammen.

[2] Als erwartetes Verhältnis: 13 : 3.

[3] Laut der Erklärung von WHITE sollen spaltende $F_3$-Familien nach gelben $F_2$-Kotyledonen gelbe : grüne im Verhältnis 12,67 : 3,33 per 16 geben. Die $F_2$-Genera-

renz. Ein Defizit dieser Art kann vielleicht, wenn man nicht vorzieht es als Zufälligkeit zu betrachten, was vielleicht das Sicherste ist, als Folge von mangelnder Vitalität auf Grund von Rezessivanhäufung aufgefasst werden. Die grünen Samen von blasshülsigen Pflanzen sind nämlich ausschliesslich $iio_ro_r$-Samen, während grünhülsige Pflanzen *iiOO-*, $IIOo_r$- und $iio_ro_r$-Samen haben, die letzteren in Minderheit. Hatte die betreffende Parzelle irgendwie ungünstige Verhältnisse, hätte ein solcher Umstand eventuell einwirken können. Ich wage jedoch nicht die Verantwortung zu übernehmen, dass eine solche Annahme wahrscheinlich sei, sondern nur dass sie nicht unmöglich sei!

TABELLE 6. *Verteilung der $F_3$-Familien (im Anschluss an Tab. 5).*

| Kreuzung | $F_2$-Phänotypus | | $F_3$-Familien | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Kotyledonen | Hülsen | Konstante gelbe | Konstante grüne | Spaltende | *n* |
| IV—X | gelbe | grüne | 56 | 0 | 72 | 128 |
| » | » | gelbe | 0 | 2 [1] | 4 | 6 |
| » | grüne | — | 0 | 37 | 0 | 37 |

Die Verteilung der $F_3$-Familien wird in Tabelle 6 wiedergegeben. Im Verhältnis zu den spaltenden haben wir hier zu viele konstant gelbe Familien. Das Verhältnis lässt sich doch als 1 : 2 deuten. Laut WHITE soll das Verhältnis konstante : spaltende in diesem Falle 7 : 6 sein (siehe Bemerkungen zu Tab. 5), dem die Zahlen auch nicht widersprechen. Wie später erörtert werden soll, haben wir es hier aber mit einer Koppelung zwischen *I* und *O* zu tun (wir sehen von *G* aus weiter unten angeführten Gründen ab). Das Verhältnis konstante : spaltende

tion hat nämlich folgende Zusammensetzung: 9 *GI* : 3 *Gii* : 3 *ggI* : 1 *ggii*. Die erste, dritte und vierte Gruppe sollen gelbe Kotyledonen haben und aus folgenden wirklich oder scheinbar konstanten Genotypen bestehen: 1 *GGII* : 2 *GgII* : 1 *ggII* : 2 *ggIi* : 1 *ggii*. Spaltend sind dagegen 2 *GGIi* (im Verh. 3 : 1) und 4 *GgIi* (im Verh. 13 : 3), die ein summiertes Verhältnis von 12,67 : 3,33 pro 16 ergeben, wenn man durchschnittlich die gleiche Individuenanzahl in den $F_3$-Familien (d. h. hier die gleiche Samenanzahl für die $F_2$-Pflanzen) und regelrechte Gruppierung in $F_2$ voraussetzt. Die kursivierten D/m-Quotienten sind auf Grund dieses Verhältnisses anstatt für 13 : 3 berechnet. Dies gilt auch für die folgenden Tabellen wo diese Schreibweise verwendet wird.

[1] Siehe Anm zu Tab. 5!

Familien = $(n^2 + 2n) : (2n^2 + 2n + 2)$ nach der $F_2$-Klasse *AB*. Wenn wir wie hier ein Gametenverhältnis 8 : 1 : 1 : 8 haben, werden auch bei dieser Erwartung die theoretischen Zahlen mit den gefundenen vereinbar.

| | | |
|---|---|---|
| Gefunden: | 56 konstante | : 72 spaltende |
| Erwartet nach 1 : 1: | 42,7 | : 85,3 |
| $D/m_{abs.}$: | 13,3 : 5,425 = 2,15 | |
| Erwartet nach 8 : 1: | 45,1 | : 82,6 |
| $D/m_{abs.}$: | 10,6 : 5,430 = 1,95 | |
| Erwartet nach WHITE: | 69,0 | : 59,0 |
| $D/m_{abs.}$: | 13,0 : 5,630 = 2,31 | |

Die Anzahl $F_3$-Familien nach gelbhülsigen $F_2$-Pflanzen ist zu gering, um ihr bei der Beurteilung des Verhältnisses der Parzellenverteilung Bedeutung beimessen zu können, und wegen Vakanzen sind die verschiedenen Abteilungen in Tab. 6 nicht direkt vergleichbar.

Alle Familien nach grünen $F_2$-Kotyledonen haben sich als konstant grün erwiesen.

*Zusammenfassung.* — 1) Die Modifizierbarkeit der Kotyledonenfarbe ist bei den *R*-Samen dieser Kreuzungsserie sehr unbedeutend.

2) Es ist also deutlich, dass *R* die wahrscheinlich genotypisch verursachte starke Modifizierbarkeit der *rr*-Samen dieses Materials neutralisiert.

3) Die Spaltung gelbe : grüne Kotyledonen ist regelrecht monohybrid, ob man nun mit den direkten Spaltungszahlen oder mit der Verteilung der $F_3$-Familien rechnet.

4) Die Reaktionsnorm ist hier für $F_2$-Pflanzen mit gelben und grünen Hülsen dieselbe, was beweist, dass das Allelenpaar $O - o_r$ bei Anwesenheit von *R* keinen oder jedenfalls einen geringen Effekt auf die Kotyledonenfarbe besitzt.

5) Grüne $F_2$-Kotyledonen geben Nachkommen mit ausschliesslich grünen Kotyledonen.

*Diskussion.* — Den in dieser Abteilung mitgeteilten Resultaten ist bei der Erörterung der Grundlage für die Kotyledonenfarbe von Biotypen vom Gk.-Typus begreiflicherweise sehr grosse Bedeutung beizumessen, da die Spaltung in Kotyledonenfarbe hier, wie oben begründet, ohne nennenswerte Komplikationen erfolgt.

WHITE (1917 b) ist auf Grund gewisser Tatsachen zu dem Schluss gekommen, dass »crosses involving factors *G*, *O* and *R* . . . apparently give complex results» (op. cit., S. 172), der zu der Annahme zwingt,

dass entweder die Zygoten *Rggoo* nicht gebildet werden oder es besitzt *R* das Vermögen grünes Pigment hervorzurufen, auch wenn *G* abwesend ist. In meinem Material ist grünes Pigment meistens auch bei »rezessiv gelben» *rr*-Samen vorhanden, wenn auch erheblich schwächer als bei normal grünen, weshalb man die Sache so ausdrücken können dürfte, dass *R* die grüne Farbe bei Kotyledonen verstärkt, die mit der Konstitution *rr* »blass» sein würden. Ich habe es indessen vorgezogen die Sache so zu formulieren, dass *R* den Effekt des oder der Gene aufhebt, die das Erblassen der grünen Kotyledonenfarbe bedingt, was ja eigentlich nur eine andere Ausdrucksweise für die gleiche Behauptung ist. Das Gleiche gilt übrigens für die zweite Annahme von WHITE wenn man *G* durch die Bezeichnung »normal grün» ersetzt. Die erste Annahme WHITEs ist dagegen nicht stichhaltig, was ich weiter unten zeigen zu können hoffe.

Auch PELLEW und SVERDRUP (1923) haben den besprochenen Effekt von *R* beobachtet. Sie konstatieren nämlich, dass »when the factor for round seed is associated with the lowest term in the series» (blasse Kotyledonen und gelbe Hülsen), »the seeds which if wrinkled would have been pale, are often green or greenish».

Ein eingehenderer Vergleich zwischen den Ergebnissen der früher zitierten Verfasser und den hier vorliegenden soll später erfolgen. Hier soll nur hervorgehoben werden, dass das Allelenpaar *G*—*g*, mit dem ihm von WHITE (1916) zugeschriebenen Effekt, nicht nur für eine genetische Erklärung der hier vorliegenden Resultate überflüssig sondern ausserdem mit denselben unvereinbar ist.

Laut WHITE sind hierhergehörige Kreuzungen $GGIIOO \times ggiio_r o_r = F_1\ GgIiOo_r$. In $F_2$ wird die Spaltung in Kotyledonenfarbe 9 *GI* : 3 *Gii* : 3 *ggI*, 1 *ggii*, was nach der Beschreibung des Effektes der Gene von WHITE zum Phänotypenverhältnis 13 gelbe : 3 grüne führt. Wie wir gesehen haben, können die an dieser Stelle mitgeteilten Zahlen nicht nach diesem Verhältnis gedeutet werden. Sollten die Formeln von WHITE hier verwendbar sein, müssten wir annehmen, dass die Genotypen *GI* und *ggI* dem Phänotypus gelbe Kotyledonen und *Gii* und *ggii* dem Phänotypus grüne Kotyledonen entsprächen, womit auch folgen würde, dass das Gen *G* ohne Effekt auf das Verhältnis gelbe : grüne Kotyledonen sein würde.

In Übereinstimmung mit den Voraussetzungen von WHITE besteht die grüne $F_2$-Klasse *Gii* aus den Genotypen 1 *GGii* : 2 *Ggii*, von denen die erstere konstant grün und die letztere 3 grüne : 1 gelbe spaltend ist. In dem in diesen Abschnitt vorliegenden Material haben jedoch

$F_2$-Samen mit grünen Kotyledonen in keinem Falle eine Spaltung in $F_3$ gezeigt, sondern Nachkommen mit ausschliesslich grünen Kotyledonen gegeben, was mit der Theorie von WHITE unmöglich in Einklang gebracht werden kann.

### 3. DIE SPALTUNG IM *rr*-TEIL DER KREUZUNGEN Gk. × BIOTYPEN MIT GELBEN, RUNDEN KOTYLEDONEN UND GRÜNEN HÜLSEN.

Da die hier behandelten Kreuzungen mit den in voriger Abteilung identisch sind, sei hier betreffs näherer Angaben auf diese verwiesen.

TABELLE 7. *Spaltungszahlen in $F_2$ und $F_3$ im rr-Teil nach gelben Kotyledonen und grünen Hülsen × Gk.*

| Kreuzung | $F_2$-Phänotypus | Generation | Gefundene Zahlen | | | Gefundene Anzahl Rezessive pro 16 | | Dom.: 1 Rez. | | D:m$_k$ [1] | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | gelbe | blasse | grüne | 12 : 3 + 1 | 12 + 3 : 1 | 1 : 2 + 3 | 1 + 2 : 3 | 3 : 1 | 13 : 3 |
| I | — — | $F_2$ | 29 | — | 7 | 3,11 | | 4,14 | | 0,76 | 0,10 |
| II | — | » | 8 | — | 3 | 1,36 | | 2,66 | | 0,17 | 0,72 |
| III | — — | » | 23 | — | 6 | 3,31 | | 3,83 | | 0,53 | 0,27 |
| IV | — — | » | 21 | — | 14 | 6,90 | | 1,50 | | 2,05 | 3,69 |
| » | Gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | $F_3$ | 21 | 2 | 5 | 4,00 | 2,86 | 3,00 | 4,60 | 0 | 0,55 |
| » | Grüne Kotyledonen, grüne Hülsen | » | 8 | 4 | 29 | 12,87 | 11,32 | 0,21 | 0,41 | — | — |
| » | » » gelbe » | » | 14 | 14 | 16 | 10,91 | 5,82 | 0,47 | 1,75 | — | — |
| V | — — | $F_2$ | 55 | — | 22 | 4,57 | | 2,50 | | 0,71 | 0,80 |
| VI | — — | » | 37 | — | 20 | 5,61 | | 1,85 | | 1,75 | 3,15 |
| VII | — — | » | 19 | — | 10 | 5,52 | | 1,90 | | 1,18 | 2,17 |
| VIII | — — | » | 25 | — | 5 | 2,67 | | 5,00 | | 1,04 | 0,29 |
| » | Gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | $F_3$ | 200 | 29 | 39 | 4,06 | 2,33 | 2,94 | 5,87 | 0,09 | 1,84 |
| » | Grüne » » » | » | 11 | 31 | 0 | 11,80 | 0 | 0,35 | ∞ | - | - |
| IX | — — | $F_2$ | 3 | — | 2 | 6,40 | | 1,50 | | 0,78 | 1,22 |
| X | — — | » | 17 | — | 4 | 3,05 | | 4,25 | | 0,64 | 0,04 |
| » | Grüne Kotyledonen, grüne Hülsen | $F_3$ | 1 | 3 | 17 | 15,23 | 12,94 | 0,05 | 0,21 | — | — |
| Summe $F_2$ 1926 | | | 152 | — | 58 | 4,42 | | 2,62 | | 0,83 | 3,29 |
| » » 1927 | | | 85 | — | 35 | 4,66 | | 2,43 | | 1,08 | 2,91 |
| » » 1926—1927 | | | 237 | — | 93 | 4,51 | | 2,55 | | 1,37 | 4,39 |
| » $F_3$ 1928: gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | | | 221 | 31 | 44 | 4,05 | 2,38 | 2,95 | 5,73 | 0 | 1,90 |
| » » » grüne Kotyledonen, grüne Hülsen | | | 20 | 38 | 46 | 12,92 | 7,08 | 0,21 | 1,26 | — | — |

[1] Als Rezessive sind blassgrüne + grüne gerechnet worden.

Die Spaltungszahlen sind in Tabelle 7 wiedergegeben. Hier geben auch $F_2$-Samen mit grünen Kotyledonen Nachkommen die gelbe Kotyledonen enthalten, während, wie wir gesehen haben, derartige *R*-Samen immer ausschliesslich grüne Kotyledonen gegeben haben (Tab. 5), was zeigt, dass die Modifizierbarkeit der *rr*-Samen bedeutend grösser ist als die der *R*-Samen, wenn wir voraussetzen, dass die Kotyledonenform- und Kotyledonenfarbegenen frei kombiniert werden, was wir gestützt auf übrige Resultate annehmen müssen.

Trotzdem stimmen die Spaltungszahlen sehr wohl mit dem Verhältnisse 3 : 1, aber viel schlechter mit 13 : 3. Die Anzahl der $F_3$-Familien ist hier so klein, dass ich es als nicht lohnend erachte ihr Verhältnis anzugeben.

*Zusammenfassung.* — 1) Grüne $F_2$-Kotyledonen geben hier auch in $F_3$ gelbe Kotyledonen.

2) Die Modifizierbarkeit in diesen Kreuzungen ist also bei *rr*-Samen erheblich grösser als bei *R*-Samen.

3) Die Spaltung gelbe : grüne Kotyledonen in $F_2$ und $F_3$ nach gelben $F_2$-Samen kann auch als regelrecht monohybrid aufgefasst werden.

Die Erörterung dieser Resultate wird, um allzuviele Wiederholungen zu vermeiden, auf das nächste Kapitel gespart, das Kreuzungen zwischen Gk. und einer Markerbse mit gelben Kotyledonen behandelt, also eine Kombination vom gleichen Typus wie die in dieser Abteilung besprochenen.

## 4. KREUZUNGEN Gk. × BIOTYPEN MIT GELBEN, RUNZLIGEN KOTYLEDONEN UND GRÜNEN HÜLSEN.

Folgende Kreuzungen dieses Typus werden hier behandelt:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| XI. | Dt. L. 11 | × Gk. Pop. | $F_2$-Kotyledonen | 1926. | $F_3$ nicht untersucht. |
| XII. | » » | × » Linie 20. | » | » | » » » |
| XIII. | » » | × » » 21. | » | 1927. | $F_3$-Kotyledonen 1928. |
| XIV. | Gk. Linie 21 | × Dt. L. 11. | » | » | » » |

Wie aus Tabelle 8 über die hierhergehörigen Spaltungszahlen hervorgeht, geben auch hier $F_2$-Samen mit grünen Kotyledonen zuweilen eine $F_3$-Generation die gelbe Kotyledonen enthält. Die Variabilität der Kotyledonenfarbe ist also hier wie bei den *rr*-Samen der früher behandelten Kreuzungsserie eine erhebliche.

Die Spaltung in $F_2$ und in $F_3$-Familien nach gelben $F_2$-Kotyledonen kann hier in gleicher Weise wie in der vorherigen Abteilung als normal monohybrid betrachtet werden. $F_2$ nach Kreuzung XIV zeigt jedoch

TABELLE 8. *Spaltungszahlen in $F_2$ und $F_3$ nach gelben, runzligen Kotyledonen und grünen Hülsen* × *Gk.*

| Kreuzung | $F_2$-Phänotypus | Generation | Gefundene Zahlen: gelbe | blasse | grüne | Pro 4 gefundenes Verhältnis: gelbe | blasse + grüne | $D:m_k$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| XI | — — | $F_2$ | 18 | | 8 | 2,77 | 1,23 | 0,68 |
| XII | -- | » | 44 | | 19 | 2,79 | 1,21 | 0,33 |
| XIII | | » | 64 | | 24 | 2,91 | 1,09 | 0,10 |
| » | Grüne Kotyledonen, grüne Hülsen | $F_3$ | 0 | 8 | 25 | 0,97 | 3,03 | 6,13 |
| » | » » , gelbe » | » | 12 | 63 | 69 | 0,33 | 3,67 | 18,52 |
| XIV | -- — | $F_2$ | 102 | | 12 | 3,58 | 0,42 | 3,57 |
| » | Gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen | $F_3$ | 1269 | 2 | 417 | 3,01 | 0,99 | 0,24 |
| » | » » gelbe » | » | 48 | 0 | 82 | 1,48 | 2,52 | 10,01 [1] |
| » | Grüne Kotyledonen, grüne Hülsen | » | 28 | 15 | 17 | 1,87 | 2,13 | 4,81 |
| » | » » gelbe » | » | Keine Spaltung | | | | | |
| Summe $F_2$ | | | 228 | — | 63 | 3,13 | 0,87 | 1,28 |

einen grossen Ausfall an grünen. Die starke Abweichung in diesem Falle kann nicht durch Fehlklassifikation von stark erblassten grünen Samen erklärt werden, welche Annahme ansonsten für ein so variables Material wie dieses nahe zur Hand liegen würde. Aus den 114 $F_2$-Samen wurden 91 $F_2$-Pflanzen erhalten, von denen, wie die $F_3$-Analyse gezeigt hat, nur 2 fehlerhaft klassifiziert waren. Wenn das in Frage stehende Defizit durch eine Fehlbestimmung der Samenfarbe verursacht worden wäre, sollten von den 102 gelben Samen 16,5 % genotypisch grün gewesen sein, während der tatsächliche Fehlbestimmungsprozent nur 2,2 % betragen hat.

Bei einem erwarteten Verhältnis von 13 : 3 wird indessen $D/m_K = 2{,}25$, und noch besser stimmen die gefundenen Zahlen mit dem dihybriden Verhältnisse 15 : 1. Das Verhältnis pro 16 ist nämlich 14,32 : 1,68; $D/m_K = 1{,}88$. Wie untenstehende Übersicht, deren Zahlen ausschliesslich von Kreuzung XIV stammen, zeigt, widerspricht indessen die Verteilung der $F_3$-Familien beiden diesen Erklärungen.

Ausserdem ist die Kreuzung XIV linienreziprok zur Kreuzung XIII

[1] Die $F_3$-Analyse zeigt, dass eine in diese Zahlen eingerechnete $F_3$-Familie von einem zu gelb modifizierten genotypisch grünen Samen herstammt, was die Unregelmässigkeit in diesem Falle befriedigend erklärt.

(in bezug auf Gk. ist sogar die gleiche Pflanze im einen Falle als Mutter, im anderen als Vater verwendet worden), die ein fast ideales 3 : 1-Verhältnis in $F_2$ aufweist. Es scheint daher, als ob das Verhalten der $F_2$-Generation in Kreuzung XIV als eine zufällige Abweichung zu betrachten sei.

Die Verteilung der $F_3$-Familien nach gelben $F_2$-Kotyledonen und grünen $F_2$-Hülsen ergibt sich aus untenstehender Zusammenstellung, die zeigt, dass die gefundenen Zahlen sowohl mit dem bei freier Kombination von *O* und *I* zu erwartendem Verhältnis wie bei einem Gametenverhältnisse in bezug auf diese Genen von 8 : 1 : 1 : 8 (siehe hierüber S. 261) stimmen. Das nach der Theorie von WHITE zu erwartende Verhältnis (7 : 6) zeigt dagegen eine zu grosse Differenz gefunden—erwartet und das Gleiche gilt für das bei der Annahme von zwei homomeren Gelb-Genen zu erwartende (7 : 8).

| | | |
|---|---|---|
| Gefunden: | 19 konstante : 52 | spaltende |
| Erwartet nach 1 : 1: | 23,7 : 47,3 | |
| $D/m_{abs.}$: | 4,7 : 3,976 = 1,18 | |
| Erwartet nach 8 : 1: | 25,1 : 45,9 | |
| $D/m_{abs.}$: | 6,1 : 4,030 = 1,51 | |
| Erwartet laut WHITE: | 38,2 : 32,8 | |
| $D/m_{abs.}$: | 19,2 : 4,197 = 4,57 | |
| Erwartet nach 15 : 1 in $F_2$: | 33,2 : 37,8 | |
| $D/m_{abs.}$: | 14,2 : 4,202 = 3,38 | |

Das Verhältnis zwischen konstant grünen und »spaltenden» Familien nach grünen $F_2$-Kotyledonen ist 25 : 5, sollte aber nach der Theorie von WHITE 1 : 2 sein, da die grüne $F_2$-Gruppe *Gii* aus 1 *GGii* und 2 *Ggii* besteht, von welchen Gruppen die erste konstant grün sein sollte und die letztere im Verhältnisse 3 grüne : 1 gelbe spalten sollte.

*Zusammenfassung.* — 1) Grüne $F_2$-Kotyledonen geben auch gelbe Kotyledonen in $F_3$.

2) Die Modifizierbarkeit der Kotyledonenfarbe ist also hier gleichwie in dem in der vorigen Abteilung behandelten Material gross.

3) In $F_2$ und $F_3$ nach gelben $F_2$-Kotyledonen ist die Spaltung als regelrecht monohybrid zu betrachten.

*Diskussion.* — Kreuzungen vom Typus, die in dieser und den beiden vorigen Abteilungen behandelt worden sind, sind unter Benützung der Benennungen von WHITE (1916) und NEFF und WHITE (1927) als $GGIIOO \times ggiio_r o_r$ zu bezeichnen.

WHITE (1916) fand nach Kreuzungen Gk. $\times$ gelb die Spaltung

457 gelbe : 109 grüne, was mit dem Verhältnisse 13 : 3 gut übereinstimmt, während $D/m_K$ für das Verhältnis 3 : 1 3,15 beträgt. Dieses Resultat lässt sich mit den in dieser Arbeit mitgeteilten nicht in Einklang bringen. Der Unterschied beruht sicherlich nicht auf einem Unterschied zwischen meinem und dem Untersuchungsmaterial von WHITE. Der von mir benützte Gk. wie der in den Versuchen von WHITE verwendete sind von der gleichen Firma (HAAGE & SCHMIDT, Erfurt) eingekauft, und hinsichtlich einer so seltenen Sorte wie dieser kann man wohl kaum vermuten, dass »ein Ersatz mit gleichwertiger Sorte» erfolgt ist. Ausserdem stimmt mein Material von Gk. vollständig mit der eingehenden Beschreibung von NEFF und WHITE des Gk., mit dem WHITE gearbeitet hat, überein. Es liegt wohl die Annahme am nächsten, dass die einander widersprechenden Resultate auf Klassifikationsdifferenzen beruhen. Wie oben mehrmals betont wurde, ist die Variabilität der Kotyledonenfarbe in diesem Material sehr gross, was auch aus WHITEs Tabelle über die Kreuzungen Gk. × grün hervorgeht. Dass sie dann auch zufolge verschiedener Milieuverhältnisse in der einen oder anderen Richtung verschieden wird, ist mehr als wahrscheinlich. WHITEs und mein Material ist nicht nur an weit entfernten Plätzen und in verschiedener Weise sondern auch in verschiedenen Jahren gebaut, was nicht zumindesten Bedeutung besitzt. Die Jahre 1927 und 1928, da der Hauptteil meines Materials gereift ist, waren in Schweden ungewöhnlich kalt und feucht und man könnte sich sehr wohl vorstellen, dass sie die Variationsbasis in der Richtung gegen weniger starkes Erblassen der grünen Kotyledonenfarbe verschoben haben. Der 1926 gereifte Teil des Materials — dieses Jahr hatte einen warmen und trockenen Sommer -- hat indessen auch keine Stütze für die Theorie von WHITE abgegeben. Mir scheint es daher jedenfalls möglich, dass die Milieuverhältnisse wenigstens zum Teil die Unterschiede in der Auffassung der in Rede stehenden Spaltungen erklären könnten.

Natürlich kann auch eine verschiedene Farbenauffassung miteingespielt haben. Während der vier Jahre, die ich Gk. in Kultur gehabt habe, habe ich diese Sorte nie als gelbsamig sondern immer nur als blass grün auffassen können, was auch für die direkt von Erfurt eingekaufte Probe gilt. Dies könnte auf eine verschiedene Auffassung der Grenze zwischen gelb und grün von WHITE und mir deuten, da WHITE (1917 a) die Kotyledonenfarbe als »light yellow» beschreibt. Nun ist es indessen möglich, dass WHITEs Beschreibung sich nur auf von ihm selbst gebautes, stärker erblasstes Material der Sorte als meines bezieht, und auch dass die von ihm aus Deutschland erhaltene Partie unter

anderen Verhältnissen gebaut worden ist, wodurch sie stärker erblasst ist als meine von dort erhaltene Probe. Diesfalls ist es am wahrscheinlichsten, dass die Unterschiede in den Resultaten hauptsächlich auf verschiedene klimatische und edaphische Verhältnisse zurückzuführen sind, unter denen die Untersuchungen stattfanden.

Ein solcher Umstand, dass grüne runzlige Samen mit einer einzigen Ausnahme in $F_2$ nach Gk. × gelbe *RR* (WHITE 1916, Note zu Tabelle III b) fehlen, spricht auch dafür, dass die grüne Kotyledonenfarbe im Material von WHITE bedeutend stärker nach gelb modifiziert ist als in meinem. WHITE (l. c.) ist am ehesten geneigt den Mangel an grünen *rr*-Samen als Folge einer Koppelung zwischen *R* und Kotyledonenfarbegenen (diesfalls *G*, da *I* in mehreren Versuchen sich von *R* unabhängig gezeigt hat) zu deuten. Wäre eine Koppelung zwischen *G* und *R* vorhanden gewesen, so würde es indessen schwierig gewesen sein die Entstehung des Verhältnisses 13 gelbe : 3 grüne in $F_2$ nach Kreuzungen wie diesen zu verstehen.

Besonders bedeutungsvoll ist, dass im vorliegenden Material die Spaltung in bezug auf die Kotyledonenfarbe bei *R*-Samen ausschliesslich durch den Effekt des Allelenpaares *I*—*i* erklärt wird, und dass hier die Variabilität so stark vermindert ist, dass die Spaltung in keiner Weise von gewöhnlichen *I*—*ii*-Spaltungen abweicht. Bei *rr*-Samen haben wir dagegen eine Modifizierbarkeit, die in diesem Material unvergleichlich grösser ist als bei Nachkommen von *II* × *ii* gewöhnlich der Fall ist. Es kann daher nicht verneint werden, dass hier ein oder mehrere Genen wirksam sind, aber trotzdem wird, wie wir gesehen haben, die Spaltung auch in diesen Fällen ohne Schwierigkeit (sogar am besten) als normale monohybride *I* : *ii*-Spaltung erklärt.

In gleicher Weise wie WHITE haben PELLEW und SVERDRUP (1923) gefunden, dass grüne, runzlige Kotyledonen in $F_2$ nach »pale wrinkled» × gelbe, runde fehlen, und indem sie dies mit der Feststellung WHITEs, dass gelbe, runde in $F_2$ nach Gk. × grüne runde fehlen, zusammenstellen, finden PELLEW und SVERDRUP es am wahrscheinlichsten, dass diese Unregelmässigkeiten »are both consequences of an influence of the roundness, such that the pale when round may be green». Diese Annahme ist durch die Spaltung des *R*-Teiles in meinem Material als voll bewiesen zu betrachten. Doch hat hier die Klasse grün *rr* nicht gefehlt, sondern ist in zufriedenstellender Grösse vorgekommen. Dass der Unterschied auch in diesem Fall auf Klassifikationsdifferenzen zufolge verschieden starken Erblassens in den verschiedenen Kulturen beruht, ist wahrscheinlich.

SVERDRUP (1927) veröffentlicht zwei $F_2$-Serien nach »pale wrinkled» × gelbe runde. Auf Seite 230 wird die Serie 777 gelbe : 271 grüne wiedergegeben, wenn SVERDRUPS »pale cot.» als grüne gerechnet werden, was am nächsten zur Hand liegt, da sie wahrscheinlich »blass grünen» in meiner Tabelle entsprechen. Bei einer zahlenkritischen Behandlung dieses Materials finden wir folgendes.

Gefundenes Verhältnis pro 16: 11,86 gelbe : 4,14 grüne.
$D/m_K$ für 12 : 4: 0,14 : 0,214 = 0,65.
» » 13 : 3: 1,14 : 0,193 = 5,90.

Werden SVERDRUPS »pale» als gelbe gerechnet, erhält man das vollkommen sinnlose Verhältnis 1013 gelbe : 35 grüne.

Weiter unten (op. cit., S. 232) teilt SVERDRUP eine Spaltung in 263 gelbe : 80 grüne mit (= 14 »green» + 66 »pale») d. h.:

Gefundenes Verhältnis pro 16: 12,27 gelbe : 3,73 grüne.
$D/m_K$ für 12 : 4: 0,27 : 0,371 = 0,72.
» » 13 : 3: 0,73 : 0,337 = 2,17.

Es ist deutlich, dass das Verhältnis gelbe : grüne ohne Hindernis als 3 : 1 erklärt werden kann, aber schwerlich als 13 : 3 in gleicher Weise wie die in dieser Arbeit publizierten Zahlen. Mit »pale» als gelbe gerechnet wird das Verhältnis im letztgenannten Falle 329 gelbe : 14 grüne. SVERDRUP hebt auch hervor, dass der Mangel an grünen viel zu gross ist, um eine Deutung der dreigliedrigen Phänotypenserie nach den Verhältnissen 12 : 3 : 1 oder 9 : 3 : 4 zuzulassen.

Die Resultate SVERDRUPS stützen also meine eigene Auffassung der in Rede stehenden Spaltungen als normal monohybride.

## 5. DIE GENOTYPISCHE GRUNDLAGE FÜR DIE SPALTUNGEN IN BEZUG AUF DIE KOTYLEDONENFARBE.

### a. ZUSAMMENFASSUNG DER EXPERIMENTELLEN ERGEBNISSE.

Soweit diese Untersuchung einen Anhalt gibt, lassen sich ihre gesammelten Resultate folgendermassen zusammenfassen.

1) Bei Kreuzung Gk. × gelb ist die Spaltung 3 gelbe : 1 grüne.

2) Bei Kreuzung Gk. × grün kann keine monohybride Spaltung in grüne : gelbe konstatiert werden, aber viele Tatsachen sprechen dafür, dass eine monohybride Spaltung 3 stark grüne : 1 blass grüne + gelbe erfolgt, aber nur an Pflanzen mit grünen Hülsen.

3) Die Reaktionsnorm in bezug auf die Kotyledonenfarbe ist auch im übrigen an grün- und gelbhülsigen Pflanzen (siehe Tab. 3 und 8)

deutlich verschieden, derart, dass eine Verminderung deutlich grüner Samen mit gelber Hülsenfarbe folgt, was beweist, dass das Allelenpaar $O$—$o_r$ (NEFF und WHITE 1927) auch auf die Kotyledonenfarbe einwirkt.

4) Dieser Einfluss von $O$—$o_r$ vermag sich indessen an $R$-Samen nicht geltend zu machen, was u. a. deutlich darin zum Ausdruck kommt, dass grüne $F_2$-Samen konstant grüne $F_3$ bei $R$-Samen, aber oft grüne—blasse—gelbe $F_3$ bei $rr$-Samen geben.

5) Das Erblassen der grünen Kotyledonenfarbe ist keine direkte Folge der gelben Hülsenfarbe, sondern es macht sich auch bei grünhülsigen Pflanzen geltend, was an mehreren Stellen aus den erhaltenen Zahlen hervorgeht.

6) Die Modifizierbarkeit ist in diesem Material bedeutend stärker als bei $I$ : $ii$-Spaltungen im allgemeinen der Fall ist, was darauf deutet, dass diese Variabilität auf der genotypischen Konstitution von Gk. beruht.

7) Als Grund für diese Variabilität liegt es am nächsten an die Allelen $O$—$o_r$ zu denken. Dass für diese Eigenschaft besondere Genen vorhanden sind, kann durch die vorliegende Untersuchung nicht bewiesen werden, und eine solche Annahme ist auch zur Erklärung der Tatsachen nicht notwendig.

## b. DIE GENOTYPISCHE KONSTITUTION.

Der einzige genotypische Erklärungsgrund, der mit sämtlichen Tatsachen in Einklang gebracht werden kann, ist meiner Ansicht der, dass zwei Allelenpaare $I$—$i$ und $O$—$o_r$ die Ursache für die erhaltenen Spaltungen in der Kotyledonenfarbe bilden.

Der Genotypus Goldkönigs ist in bezug auf diese Allelen $iio_ro_r$, der der Varietäten mit gelben Kotyledonen und grünen Hülsen, die in diesen Versuchen verwendet worden sind, $IIOO$ und der der grünsamigen und grünhülsigen Varietäten $iiOO$. Folgende Biotypen in den Spaltungen haben gelbe Kotyledonen: $IO$ und $Io_ro_r$, und folgende grüne: $iiO$ und $iio_ro_r$. Der letztere ist jedoch unter gewissen Voraussetzungen (bei Abwesenheit von $R$) blass grün—gelb.

Die Verhältnisse für $F_3$ nach einer Kreuzung vom Typus Gk. $\times$ gelbe Kotyledonen und grünen Hülsen, d. h. $iio_ro_r \times IIOO$, zeigt Tab. 9, die natürlich gleichzeitig über das Verhalten verschiedener Kreuzungen in $F_2$ Aufschluss gibt.

TABELLE 9. *Übersicht über die Spaltung der Kotyledonenfarbe in $F_3$ nach Gk. × gelbe, runde Kotyledonen und grüne Hülsen.*

| $F_2$-Genotypus | *R* | | | *rr* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | $F_3$-Kotyledonenfarbe | | | | | |
| | gelb | blassgrün | grün | gelb | blassgrün | grün |
| *IIOO* | konstant | — | — | konstant | — | — |
| $IIOo_r$ | » | — | — | » | — | – |
| *IiOO* | 3 | — | 1 | 3 | — | 1 |
| $IiOo_r$ | 3 | — | 1 | > 12 | > 1 [1] | 3 |
| $IIo_ro_r$ | konstant | — | — | konstant | — | - |
| $Iio_ro_r$ | 3 | — | 1 | 3 | 1 [2] | — |
| *iiOO* | — | — | konstant | | — | konstant |
| $iiOo_r$ | -- | - | » | — | 1 [3] | 3 |
| $iio_ro_r$ | — | — | » | — | konstant [4] | - |

Zur Tab. 9 ist folgendes zu bemerken (die Leitzahlen entsprechen den Noten in der Tabelle).

[1] $iio_1o_rrr$-Samen sind auf Grund des starken Variationsvermögens ausser blassgrün auch grün und gelb, da aber die Modifikationen in beide Richtungen gehen, wird das Verhältnis gelbe : grüne + blasse doch ungefähr 3 : 1, insofern nicht besondere äussere Verhältnisse die Modifikation in eine bestimmte Richtung beeinflussen.

Setzen wir ein Gametenverhältnis $IO - Io_r - iO - io_r$ von 8 : 1 : 1 : 8 voraus (siehe unten), erhalten wir die drei Phänotypengruppen im Verhältnis 243 : 17 : 64 oder gelbe : grüne im Verhältnisse 243 : 81. Wenn 0,1 der blassgrünen Kotyledonen nach gelb modifiziert werden und 0,1 nach grün, bekommen wir das Verhältnis 244,7 : 13,6 : 65,7 oder 244,7 : 79,3 = 0,98 grüne pro 4 (das entsprechende Verhältnis für 0,2 ist 0,96 grüne pro 4). Die Anzahl grüne pro 4 ist nach 13 : 3 = 0,75.

[2] Diese Spaltung wird mit 10 % Modifikation der blassgrünen in jede Richtung 3,1 : 0,8 : 0,1 pro 4 = 3,1 0,9, also fast ideal (20 % entsprechen 3,2 : 0,6 . 0,2 = 3,2 : 0,8).

[3] Diese Spaltung entspricht $F_2$ der Kreuzung Gk. × grüne Kotyledonen, grüne Hülsen. Das Verhältnis wird mit 10 % Abweichung nach jeder Richtung 0,1 : 0,8 : 3,1 = 0,9 gelbe + blassgrüne : 3,1 deutlich grüne oder mit 20 % entsprechend 0,2 : 0,6 : 3,2 = 0,8 : 3,2.

[4] Das entsprechende Verhältnis wird hier mit 10 % 0,1 : 3,8 : 0,1 = 3,9 : 0,1 und mit 20 % 0,2 : 3,6 : 0,2 = 3,8 : 0,2 usw.

Die in Abteilung VI, 1 behandelten »Spaltungen» bilden hinsichtlich $F_3$ eigentlich eine Summierung der beiden unter 3) und 4) oben behandelten Fälle, was die grosse Unregelmässigkeit erklärt, die am deutlichsten aus Fig. 1 zu ersehen ist.

Zu Obenstehendem ist vielleicht ausserdem zu bemerken, dass die

Modifikationsverhältnisse natürlich keineswegs so regelmässig sind, wie hier dargestellt, sondern im Gegenteil in verschiedenen Parzellen, ja sogar an verschiedenen Pflanzen sehr ungleich sind, und ausserdem wird die Mittelklasse wahrscheinlich mehr in die eine als in die andere Richtung beeinflusst. Dies kann übrigens durch ein Studium der $F_3$-Zahlen für die $F_2$-Gruppe mit grünen Kotyledonen in den hier aufgenommenen Tabellen beleuchtet werden.

Der Kreuzungsverlauf wird für die verschiedenen Biotypenkombinationen, wenn die Komplikationen berücksichtigt werden, folgender.

I. P. $iio_1o_rrr \times IIOORR$

$F_1$ $IiOo_rRr$

$F_2$ [1] 33,5 $IOR$ : 2,5 $Io_ro_rR$ : 2,5 $iiOR$ : 9,5 $iio_ro_rR$ | 11,2 $IOrr$ : 0,8 $Io_ro_rrr$ : 0,8 $iiOrr$ : 3,2 $iio_ro_1rr$

36 gelbe (33,5 $IOR$ + 2,5 $Io_ro_rR$); 12 grüne (2,5 $iiOR$ + 9,5 $iio_ro_rR$) | 12 gelbe (11,2 $IOrr$ + 0,8 $Io_ro_rrr$); 0,8 deutl. grüne ($iiOrr$); 3,2 deutl. grüne + schwach grüne + gelbe ($iio_ro_1rr$)

etwa 12 gelbe; etwa 4 grüne [2]

II. P. $iio_1o_rrr \times IIOOrr$

$F_1$ $IiOo_rrr$

$F_2$ [1] 11,2 $IOrr$ : 0,8 $Io_ro_rrr$ : 0,8 $iiOrr$ : 3,2 $iio_ro_rrr$

12 gelbe (11,2 $IOrr$ + 0,8 $Io_ro_rrr$); 0,8 deutl. grüne ($iiOrr$); 3,2 deutl. grüne + schwach grüne + gelbe ($iio_ro_rrr$)

etwa 12 gelbe; etwa 4 grüne [2]

III. P. $iio_ro_rrr \times iiOORR$

$F_1$ $iiOo_1Rr$

$F_2$ 9 $iiOR$ : 3 $iio_ro_rR$ | 3 $iiOrr$ : 1 $iio_ro_rrr$

12 deutl. grüne (9 $iiOR$ + 3 $iio_ro_rR$) | 3 deutl. grüne ($iiOrr$); 1 deutl. grüne + schwach grüne + gelbe ($iio_ro_rrr$)

etwas > 3 deutlich grüne; etwas < 1 gelbe [2] + schwach grüne

IV. P. $iio_ro_rrr \times iiOOrr$

$F_1$ $iiOo_rrr$

$F_2$ 3 $iiOrr$ : 1 $iio_ro_1rr$

3 deutl. grüne ($iiOrr$); 1 deutl. grüne + schwach grüne + gelbe ($iio_ro_1rr$)

etwas > 3 deutlich grüne; etwas < 1 gelbe + schwach [2] grüne

[1] Koppelung $I$—$O$ mit einem Gametenverhältnisse von 8 : 1 (siehe unten).

[2] Unregelmässigkeit wegen starker Modifizierbarkeit von $iio_ro_rrr$-Samen (vielleicht auch von $iiOo_rrr$-Samen).

### c. ERÖRTERUNG FRÜHERER RESULTATE.

WHITES (1916) Allelenpaar *G*—*g* sollte laut Obenstehendem eine ähnliche Wirkung wie $O$—$o_r$ haben. Bei den Verhältnissen unter denen mein Material gebaut worden ist, stimmen indessen die gefundenen Zahlen nicht mit den auf Grund des von WHITE beschriebenen Effektes des Gens *G* erwarteten überein. Dasselbe gilt für das Untersuchungsmaterial von SVERDRUP, dessen Verhältnisse besser mit obenstehendem Genotypenschema übereinstimmen als mit dem von WHITE. Die Milieuverhältnisse, unter denen das Material von WHITE zur Entwicklung gelangt ist, haben indessen zu einer Phänotypengruppierung geführt, die seine Zahlen mit den von ihm beschriebenen Wirkungen von *G*—*g* übereinstimmen lassen. Die Allelenpaare *G*—*g* und $O$—$o_r$ müssen als Synonyme betrachtet werden und die Unterschiede als von verschiedenen Auffassungen des Effektes dieser Allelenpaare abhängig, welche Auffassungen ihrerseits auf die ungleiche phänotypische Reaktion gegen die verschiedenen äusseren Verhältnisse, unter denen die Untersuchung erfolt ist, zurückzuführen sind.

Aus praktischen Gründen soll indessen die Bezeichnung $O$—$o_r$ für das in Frage stehende Allelenpaar anstatt *G*—*g* beibehalten werden. Der von WHITE *G*—*g* auf Grund der von ihm gefundenen Phänotypengruppierungen zugeschriebene Effekt stimmt nämlich, wie wir gesehen haben, nicht mit unter anderen Verhältnissen gefundenen Gruppierungen. Ausserdem kann die Bezeichnung *g* nicht gut anstatt $o_r$ in die trimorphe Allelenserie $O$—$o_r$—$o_y$ von NEFF und WHITE (1927) eingeordnet werden.

PELLEW und SVERDRUP (1923) vermuteten, dass »the yellow pods and the pale colour of the cotyledons are due to the absence of a single factor». SVERDRUP (1927) ist noch mehr zur Annahme geneigt »the recessive pale yellow cotyledons simply as an early manifestation of the factor for yellow pod» bei ihrer Varietät zu deuten. Dass es sich wirklich so verhält, dürfte das Verhalten des hier vorgelegten Untersuchungsmateriales mit hinreichender Sicherheit dargetan haben.

WHITE vermutet (1917 a, S. 581) dass *G* mit *O* gekoppelt ist und veröffentlicht später (1917 b) folgende Zahlenserie: 134 grüne Kotyledonen, grüne Blätter : 6 grüne Kotyledonen, gelbe Blätter : 16 gelbe Kotyledonen, grüne Blätter : 40 gelbe Kotyledonen, gelbe Blätter. Auf Grund dieser nimmt WELLENSIEK (1925) ein Koppelungsverhältnis von 8 : 1 an. WHITE setzt indessen zu den Zwischenklassen wegen der Klassifikationsschwierigkeiten ein ? und betont die Möglichkeit, dass die Koppelung absolut ist. Er hat jedoch Individuen mit zweifellos grünen

Kotyledonen und gelben Blättern gefunden und hatte sogar eine solche Rasse in Kultur, weshalb er die Theorie von der partiellen Koppelung nicht übergeben kann.

SVERDRUP (1927) teilt folgende Serie mit: 332 grüne Kotyledonen, grüne Hülsen : 12 grüne Kotyledonen, gelbe Hülsen : 20 blasse Kotyledonen, grüne Hülsen : 87 blasse Kotyledonen, gelbe Hülsen, die auf ein Koppelungsverhältnis von 13 : 1 passt. SVERDRUP erwähnt ausserdem, dass dieses Verhältnis auch für die Serie von WHITE gelten könnte, hält es aber für möglich, dass die dritte Phänotypenklasse durch Modifikation von »genotypisch grünen» Kotyledonen zu blassen hinzugekommen ist. Das ist auch in Übereinstimmung mit Obenstehendem die einzige Erklärungsmöglichkeit für die Entstehung einer solchen »Koppelungsserie» und ausserdem ist das bei Kenntnis der Modifikationsmöglichkeiten grüner Samen eine sehr wahrscheinliche Erklärung.

Selbst habe ich folgende Serie gefunden: 209 grüne Kotyledonen, grüne Hülsen : 23 grüne Kotyledonen, blasse Hülsen : 27 gelbe Kotyledonen, grüne Hülsen : 27 gelbe Kotyledonen, gelbe Hülsen. Hierbei habe ich zu den gelben Kotyledonen nur solche gerechnet, denen jede Spur von Grün gefehlt hat. Die erste Klasse ist hier viel zu gross, um diese Serie in Übereinstimmung mit einem Gametenverhältnisse von 2 : 1 oder 3 : 1 deuten zu können, welche Annahme auf Grund des Verhältnisses der drei letzten Klassen im übrigen am naheliegendsten erscheint. Die Parzellenverteilung, dargestellt in Tab. 4 und Fig. 2 sowie die Kurven in Fig. 1 widersprechen ausserdem der Annahme einer Koppelung.

Will man das Gen *G* beibehalten und dasselbe als mit *O* absolut gekoppelt betrachten, so ist dies formell natürlich möglich. Es erscheint indessen bedeutend einfacher und genau so klarlegend anstatt dessen von einer pleiotropen Wirkung von $O$—$o_r$ zu sprechen, besonders da das Erblassen der grünen Farbe an der Stammbasis, der Blätter in den Infloreszenzen und der Hülsen sowie das Erblassen der grünen Farbe von Keimblättern kaum als etwas anderes als eine typische Äusserung von isophener Pleiotropie (HALLQVIST 1921) zu betrachten ist. Eine Koppelung *G*—*O* ist dann nichts anderes als eine Koppelung eines Gens mit sich selbst!

### d. DIE MODIFIZIERBARKEIT DER KOTYLEDONENFARBE.

In diesem Zusammenhang dürfte es am Platze sein wiederum einen Blick auf die Modifizierbarkeit der Kotyledonenfarbe, auch unter

Berücksichtigung der bei der Bearbeitung des hier behandelten Materials gefundenen Verhältnisse, zu werfen.

Am kürzesten und übersichtlichsten geschieht dies durch eine Wiedergabe des Schemas in Fig. 3 und auch unter Hinweis auf diesbezüglich in Kap. IV Gesagtem. Kommentare hierzu sind kaum von Bedeutung, da die Figur zeigt, was nicht ohne viele Worte gesagt werden kann.

Genotypus: Phänotypus: gelb, blassgrün, grün

Rl[1]
rl
RiO
$Rio_r$
riO
$rio_r$

häufigster (»normaler«) Phänotypus
ziemlich häufiger
weniger häufiger »
seltener »
sehr seltener »
nur bei aussergewöhnlichen Milieueinflüssen

Fig. 3. Die Variabilität der Kotyledonenfarbe bei verschiedener genotypischer Konstitution.

## VII. SPALTUNGEN IN ANDEREN EIGENSCHAFTEN.

### 1. DIE KOTYLEDONENFORM.

Die summierten Spaltungszahlen in bezug auf die Form der Kotyledonen sind 2892 *R* : 953 *rr*, was einem Verhältnis pro 4 von 3,01 : 0,99

[1] Für gewisse Zuckererbsensorten wäre folgende Bezeichnung richtiger: dick — gestrichelte oder dünne Linie — punktiert in Klammer.

entspricht; $D/m_K = 0{,}36$. Hiervon sind folgende Zahlen Resultate von $F_2$-Spaltungen: 1541 : 505 = 3,01 : 0,99; $D/m_K = 0{,}26$. Für $F_3$ ist das Resultat 1351 : 448 = 3,00 : 1,00 (0,997). Die grösste Abweichung von diesem idealen Verhältnis fand sich in $F_2$ nach Kreuzung II; diese ergab 72 *R* : 11 *rr* = 3,47 : 0,53 pro 4; $D/m_K = 2{,}48$. Die Spaltungen mit Bezug auf *R*—*r* müssen daher in Übereinstimmung mit früheren Ergebnissen (siehe White 1917 a, Wellensiek 1925, Rasmusson 1927) als ideal betrachtet werden.

Die Parzellenverteilung ergibt sich aus Tab. 10. Die Übereinstimmung mit den idealen Zahlen ist für Kreuzung VIII ziemlich schlecht, aber die Abweichung liegt doch innerhalb der zugelassenen Fehlergrenzen. Kreuzung X zeigt dagegen eine so grosse Abweichung

TABELLE 10. *Die Verteilung der $F_3$-Familien in bezug auf R-r.*

| Kreuzung | Anzahl $F_3$-Familien | | Anzahl konstante per 3 | $D:m_K$ |
|---|---|---|---|---|
| | Konstant runde | Spaltende | | |
| IV | 6 | 13 | 0,95 | 0,15 |
| VII | 7 | 27 | 0,78 | 0,91 |
| VIII | 18 | 17 | 1,54 | 2,26 |
| X | 74 | 10 | 2,64 | 10,45 |

vom idealen Verhältnisse, dass hier besondere Verhältnisse geherrscht haben müssen, da ausserdem die Anzahl Familien gerade in diesem Falle gross gewesen ist. Eine weitere Stütze hierfür besteht darin, dass die beiden hier mitgerechneten Parzellen ein gleichartiges Verhalten aufgewiesen haben. $F_2$: *IR* und $F_2$: *iiR* sind nämlich in verschiedenen Parzellen ausgesäet und je für sich protokolliert worden. Das Detailresultat war für die *IR*-Parzellen: 57 konstante : 9 spaltende = 2,59 : 0,41 pro 3 und für die *iiR*-Parzellen: 17 konstante : 1 spaltende = 2,83 : 0,17 pro 3.

Die direkten Spaltungszahlen für Kreuzung X waren:

$F_2$. 269 *R* : 103 *rr* = 2,89 : 1,11. $D/m_K = 1{,}23$.
$F_3$. 228 *R* : 77 *rr* = 2,99 : 1,01. $D/m_K = 0{,}10$.

Nach diesen Zahlen zu urteilen sollte die Spaltung ganz regelrecht erfolgen.

Die Samenanzahl per $F_2$-Pflanze ist in dieser Kreuzung nicht relativ niedrig gewesen. Das Mittel ist für die *IR*-Parzellen 32 Samen per Pflanze und für die *iiR*-Parzellen 28 Samen.

Eine Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens in Kreuzung X kann ich gegenwärtig nicht geben, aber ich beabsichtige dies zu erneuerter Untersuchung aufzugreifen.

Die Verteilung spaltender und konstanter $F_2$-Pflanzen im Verhältnis zu den übrigen $F_2$-Eigenschaften ergibt sich aus untenstehender Übersicht (für 5 Pflanzen fehlen Aufzeichnungen in bezug auf An- bzw. Abwesenheit von Membran, weshalb diese hier nicht berücksichtigt wurden).

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| $F_2$-Pflanzen mit Membran. | 58 konstante | : 3 spaltende | = 19,4 | konstante pro 1 spaltende. |
| » ohne » | 11 » | : 7 » | = 1,6 | » » » » |
| » mit grünen Hülsen. | 54 » | : 10 » | = 5,4 | » » » » |
| » » gelben » | 15 » | : 0 » | = (∞ | » » » ») |

## 2. DIE HÜLSEN- UND BLATTFARBE.

Die Spaltung in bezug auf $O$—$o_r$ wird in Tab. 11 wiedergegeben. In einem Falle ist die Übereinstimmung mit dem idealen Verhältnisse weniger gut, und dasselbe gilt für die summierten Zahlen. Dies kann hier vielleicht auf Klassifikationsschwierigkeiten beruhen, da die Kreuzungen, die die grössten Differenzen aufweisen, gleichzeitig hinsichtlich der Höhe spalten. NEFF und WHITE (1927) machen nämlich

TABELLE 11. *Spaltungen grüne : blassgelbe Hülsen.*

| Kombination | Gefundene Anzahl | | Gefundenes Verhältnis pro 4 | D $m_K$ |
|---|---|---|---|---|
| | grune | gelbe | | |
| Gk. × D. m. | 65 | 18 | 3,13 : 0,87 | 0,68 |
| » × L. m. | 42 | 18 | 2,56 : 1,44 | 1,80 |
| » × Ld | 69 | 17 | 3,21 : 0,79 | 1,12 |
| » × Dt. L. 11 | 122 | 27 | 3,27 : 0,73 | 1,90 |
| » × W. w. | 236 | 50 | 3,30 : 0,70 | 2,93 |
| Summe | 534 | 130 | 3,22 : 0,78 | 3,33 |

darauf aufmerksam, dass »combined with the two dwarfing factors ... the foliage color change from green to yellow or greenish yellow is markedly retarded». Dies kann natürlich zu einem Mangel an gelbhülsigen Pflanzen führen, da solche als grüne gerechnet worden sind. Indessen zeigt Gk. × D. m., die auch in hohe und niedrige spaltet, einen recht beträchtlichen Überschuss an gelben, welcher Umstand dagegen spricht, dass das oben erwähnte Phänomen die Ursache des Mangels sein sollte.

Wenn es auch nicht sicher ist, dass der Mangel an gelbhülsigen Pflanzen auf einer fehlerhaften Klassifikation beruht, muss diese Möglichkeit doch berücksichtigt werden. Durchschnittlich sollten dann etwa 7 % der gelben Pflanzen in den zwei letzten Kombinationen in Tab. 11 als grüne klassifiziert worden sein. Ein derartiges Verhältnis ist natürlich nicht ohne Einfluss auf die Spaltungszahlen für Kotyledonenfarbe, wenn es sich um *rr*-Samen handelt. In bezug auf die *R*-Samen hat eine derartige fehlerhafte Gruppierung, wie wir gesehen haben, keinen Effekt. $F_1$ $iiOo_r$, die ideal in 3 $iiO$ : 1 $iio_ro_r$ spalten sollte, gibt mit 7 % fehlerhafter Klassifikation 3,07 $iiO$ : 0,93 $iio_ro_r$. Wegen der Variabilität der $iio_ro_r$-Samen haben wir damit zu rechnen, dass diese zu einem gewissen Teil auch deutlich grün und rein gelb sind. Mit 10 % Variation in jeder Richtung wird das endgültige Verhältnis 3,16 grüne : 0,84 blasse + gelbe (0,75 + 0,09). Für $F_1$ $IiOo_r$, die wegen der Koppelung $I$—$O$ in $F_2$ 11,2 $IO$ : 0,8 $Io_ro_r$ : 0,8 $iiO$ : 3,2 $iio_ro_r$ geben sollte, wird das Verhältnis durch fehlerhafte Klassifikation zu 11,22 : 0,78 : 1,02 : 2,98 geändert und schliesslich mit 10 % Variation in jeder Richtung bei $iio_ro_r$ zu 3,07 gelbe : 0,93 grüne (deutlich grüne + blasse). Der Quotient D/$m_K$ wird für

| | | |
|---|---|---|
| n = 10 und D = 0,16: | 0,29 und für D = 0,07: | 0,13 |
| 50 | 0,65 | 0,29 |
| 100 | 0,92 | 0,40 |
| 200 | 1,30 | 0,57 |
| 500 | 2,10 | 0,91 |
| 1000 | 3,00 | 1,30 |
| 2000 | 4,10 | 1,79 |
| 3000 | 5,00 | 2,19 |

Es ist jedoch ebenso wahrscheinlich, dass der Mangel an gelben Pflanzen auf herabgesetzter Vitalität der $o_ro_r$-Zygoten beruht. Es handelt sich aber hier um einen Chlorophylldefekt, der sich schon in den Keimblättern äussert und schlechte Keimfähigkeit von chlorophyllarmen Biotypen ist so oft festgestellt worden, dass diese Erklärung gleich wahrscheinlich erscheint wie dass die fehlerhafte Klassifikation die Ursache des Mangels sein sollte. Ich beabsichtige später Versuche auszuführen um den Effekt von $O$—$o_r$ auf die Keimfähigkeit und Schiesskraft festzustellen. Solange nicht Resultate von solchen Versuchen vorliegen, muss indessen die Frage nach der Ursache der hier festgestellten Abweichungen von dem idealen Verhältnisse offen gelassen

werden. Natürlich ist in diesem Falle auch eine Gametenelimination denkbar.

Trotz der Abweichungen besteht kein Grund zu bezweifeln, dass hier eine gewöhnliche monohybride Spaltung vorliegt. Früher haben WHITE (1917 a), SVERDRUP (1927) und NEFF und WHITE (1927) monohybride Spaltung für die in Rede stehenden Eigenschaften gefunden.

### 3. DICKE UND DÜNNE MEMBRAN.

Die einzige Kreuzung, in der in dieser Hinsicht eine Spaltung vorgekommen ist, ist Nr. X, die in $F_2$ gab:

61 dicke Membran : 18 dünne Membran
= 3,09 : 0,91 pro 4.
$D/m_K = 0{,}46$.

Die Spaltung ist also normal monohybrid in voller Übereinstimmung mit früher veröffentlichten Resultaten. Ob man es hier mit Heterozygotie in bezug auf *P* und *V* zu tun gehabt hat, ist nicht ganz sicher, aber mehrere Gründe, auf die ich hier nicht näher eingehen werde, sprechen dafür, dass $F_1$ in Kreuzung X *PPVv* gewesen ist.

## VIII. DIHYBRIDE SPALTUNGEN.

Die hier mitgeteilten Zahlen sind in der Regel sehr klein, ausser hinsichtlich *R—I* und *I—O*, weshalb sie mit diesen Ausnahmen wenig Bedeutung haben. Ich veröffentliche sie jedoch als Ergänzung zum übrigen Teil dieser Untersuchung, besonders da diese Resultate mit Ausnahme der für die Eigenschaften Membran—Hülsenfarbe, mit früher publizierten, die sich auf eine grosse Individuenanzahl stützen, verglichen werden können. Sie werden also — mit der genannten Ausnahme — nicht als Stütze für originale Schlusssätze angeführt, was als Entschuldigung für ihre Mitteilung dienen kann.

### 1. KOTYLEDONENFARBE — HÜLSENFARBE.

Die verwendbaren Zahlen (an gewissen Stellen mussten wegen Vakanzen im Material Ausschliessungen erfolgen) für das gegenseitige Verhältnis zwischen *I* und *O* sind:

| | | 184 *IO* | 12 $Io_ro_r$ | 18 *iiO* | 61 $iio_ro_r$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Berechnet nach | 7 : 1. | 190,2 | 16,1 | 16,1 | 52,6 |
| » » | 8 : 1. | 191,8 | 14,4 | 14,4 | 54,4 |
| » » | 9 : 1. | 193,2 | 13,1 | 13,1 | 55,6 |
| » » | 17 : 1. | 200,5 | 7,3 | 7,3 | 59,9 |

Die monohybriden Verhältnisse pro 4 sind für diese Serie in bezug auf $I = 2{,}85 : 1{,}15$; $D/m_K = 1{,}45$ und in bezug auf $O = 2{,}94 : 1{,}06$; $D/m_K = 0{,}53$. Grössere Abweichungen vom idealen Verhältnisse sind demnach nicht vorhanden. Es ist indessen nicht unwahrscheinlich, dass die starke Variabilität der Kotyledonenfarbe dieses Materials miteinspielt und die dihybride Serie unsicher macht, trotzdem die Zahlen für die Spaltung *I—ii* rein mathematisch betrachtet ziemlich zufriedenstellend sind.

Dass in diesem Falle starke Koppelung vorliegt, ist offenbar. Das Gametenverhältnis ist aus folgenden Phänotypenverhältnissen berechnet worden. $(AB + ab) : (Ab + aB)$, $AB : (Ab + aB)$, $(Ab + aB) : ab$, $(AB + Ab + aB) : ab$, $aB : ab$ und $AB : Ab$ bzw. 7,6—7,3—8,6—16,2—7,3—9,2 : 1; M = 9,4 oder bei Ausschliessung der stark abweichenden Zahl 16,2 = 8,0. Bei Benützung von WELLENSIEKS (1927) $F_2$-Methode erhält man die Gametenserie 7,81 : 0,74 : 1,08 : 6,94 pro $\sqrt{n}$. Eine endgültige Bestimmung des Gametenverhältnisses erfordert indessen eine Untersuchung eines grösseren Materials als des vorliegenden und muss daher bis auf weiteres unterbleiben.

SVERDRUP (1927), die früher das Verhältnis zwischen *I* und *O* untersucht hat, fand bei einer etwa viermal so grossen Individuenanzahl als die meine ein Gametenverhältnis von 17,3 : 1.

## 2. KOTYLEDONENFARBE — KOTYLEDONENFORM.

Folgende dihybride Spaltungen mit Bezug auf *I* und *R* sind konstatiert worden.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| $F_2$. | 1008 *IR* : | 287 *Irr* : | 325 *iiR* : | 131 *iirr* |
| Pro 4. | 9,21 | 2,62 | 2,97 | 1,20 |
| $D/m_K$ | 0,26 | 2,54 | 0,20 | 2,16 |
| Korrig. Verh.[1] | 9,01 | 2,83 | 3,17 | 0,99 |
| $D/m_K$[2] | 1,05 | 1,44 | 1,31 | 2,28 |
| $F_3$. | 361 | 93 | 126 | 39 |
| Pro 4. | 9,33 | 2,41 | 3,25 | 1,01 |
| D/m . | 1,03 | 2,34 | 0,99 | 0,06 |
| Korrig. Verh. | 9,23 | 2,49 | 3,37 | 0,91 |
| $D/m_K$. | 0,31 | 0,34 | 0,46 | 0,67 |

[1] Nach der Methode von KAPPERT (1927).

[2] D = gefundenes—korrigiertes Verhältnis; $\sigma$ ist auf Grund des korrigierten Verhältnisses berechnet.

*I* und *R* zeigen hier also freie Kombination, eine Erscheinung von der, soweit mir bekannt, seit MENDEL kein Forscher eine Ausnahme gefunden hat.

### 3. KOTYLEDONENFARBE — MEMBRAN.

Ob die Kreuzung, wo Spaltung in diesen beiden Eigenschaften vorkommt (X), die Form *iiPPVV* $\times$ *IIPPvv* oder *iiPPVV* $\times$ *IIppVV* hat, ist, wie schon oben erwähnt, nicht ganz sicher. Auf Grund des Phänotypus der in Frage stehenden Sorte (Ld) zu urteilen, handelt es sich jedoch wahrscheinlich um eine Spaltung im Allelenpaar *V*—*v*.

Die Kreuzung X hat folgende $F_2$-Serie ergeben.

| | 48 *IV* | : | 13 *Ivv* | : | 13 *iiV* | : | 5 *iivv* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Pro 4. | 9,73 | | 2,63 | | 2,63 | | 1,01 |
| $D/m_K$. | 0,82 | | 0,53 | | 0,53 | | 0,02 |
| Korrig. Verh. | 9,55 | | 2,81 | | 2,81 | | 0,83 |
| $D/m_K$. | 0,20 | | 0,26 | | 0,26 | | 0,45 |

RASMUSSON (1927) hat früher sowohl zwischen *I* und *V* wie zwischen *I* und *P* freie Kombination gefunden.

### 4. KOTYLEDONENFORM — HÜLSENFARBE.

Wegen Mängeln im Untersuchungsmaterial müssen hier die Gruppen *RO*—$Ro_ro_r$ sowie *rrO*—$rro_ro_r$ je für sich behandelt werden.

| | 146 *RO* | : | 38 $Ro_ro_r$ |
|---|---|---|---|
| Pro 4. | 3,17 | | 0,83 |

$D/m_K = 1{,}33$.

| | 30 *rrO* | : | 10 $rro_ro_r$ |
|---|---|---|---|
| Pro 4. | 3 | | 1 |

$D/m_K = 0$.

Die Allelenpaare *R*—*r* und *O*—$o_r$ zeigen also, wie schon früher SVERDRUP (1927) festgestellt hat, freie Kombination.

### 5. KOTYLEDONENFORM — MEMBRAN.

Für diese Eigenschaften liegt nur ein dürftiges Material vor, das die beiden ersten Glieder in der Dihybridserie betrifft.

| | 61 *RV* | : | 18 *Rvv* |
|---|---|---|---|
| Pro 4. | 3,09 | | 0,91 |

$D/m_K = 0{,}46$.

Die beiden Eigenschaften werden offenbar unabhängig von einander vererbt, was früher von RASMUSSON (l. c.) festgestellt worden ist.

### 6. MEMBRAN — HÜLSENFARBE.

Auch hier liegt nur eine unbedeutende Individuenanzahl zur Beleuchtung des gegenseitigen Verhaltens der Eigenschaften vor. Diese Spaltung wäre sonst von grossem Interesse gewesen, da die in Rede stehenden Eigenschaften in einer dihybriden Spaltung früher nicht untersucht worden sind. Ich habe folgende Zahlen erhalten.

| | 50 *VO* : | 11 $Vo_ro_r$ : | 14 *vvO* : | 4 $vvo_ro_r$ |
|---|---|---|---|---|
| Pro 4. | 10,12 | 2,23 | 2,84 | 0,81 |
| $D/m_K$. | 1,26 | 1,10 | 0,23 | 0,44 |
| Korrig. Verh. | 10,01 | 2,35 | 2,95 | 0,69 |
| $D/m_K$. | 0,13 | 0,19 | 0,16 | 0,33 |

Diese Zahlen können nur für unabhängige Vererbung von *O* und eines der Membrangene gedeutet werden. Sie verlieren jedoch wegen ihrer Kleinheit an Wert, weshalb sie nicht mit voller Sicherheit beweisen können ob freie Kombination oder schwache Koppelung vorliegt. Sie schliessen diese Möglichkeit jedenfalls nicht aus. Laut früheren Untersuchungen gehören *V* (*P*?) und *O* allerdings zu verschiedenen Koppelungsgruppen, aber die Entwickelung der genetischen *Pisum*-Forschung hat sich in den letzten Jahren so gestaltet, dass es auch nicht einmal hinsichtlich dieses Objektes angezeigt erscheint auf vorgefasste Meinungen zu bauen.

### 7. ÜBERSICHT.

Folgende dihybride Kombinationen sind behandelt worden und haben, soweit man aus dem zugänglichen, zuweilen allzu geringen Material Schlüsse ziehen konnte, folgende Resultate geliefert.

| | | n = |
|---|---|---|
| *I—O*: | Koppelung in einem Verhältnisse von etwa 8 : 1, | 275 |
| *I—R*: | Freie Kombination | 2370 |
| *I—V*(*P*?): | » » | 79 |
| *R—O*: | » » | 224 |
| *R—V*(*P*?): | » » | 79 |
| *V*(*P*?)*—O*: | » » | 79 |

## IX. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die Untersuchung, die 21 Kreuzungen bearbeitet, beabsichtigt hauptsächlich eine Nachprüfung der Ergebnisse, zu denen WHITE bei

Kreuzungen zwischen der Varietät Goldkönig und anderen *Pisum*-Varietäten gekommen ist und gestützt auf die er ein neues Allelenpaar, *G*—*g*, für Kotyledonenfarbe (*G* = grüne, *gg* = rezessiv gelbe Kotyledonenfarbe) aufgestellt hat. Ausserdem sind nebenbei im Zusammenhang hiermit im Material vorkommende mono- und dihybride Spaltungen in bezug auf die Gene *I*, *O*, *R* und *V*(*P*?) studiert worden.

2. Eine Übersicht der zu den Experimenten verwendeten Varietäten ist auf Seite 229 und der Kombinationen zwischen diesen auf Seite 230 gegeben.

3. Die Spaltungen hinsichtlich Kotyledonenfarbe sind wegen sehr starker Modifizierbarkeit sehr schwer zu bearbeiten gewesen, was eine minutiöse Untersuchung jedes Samens erfordert hat.

4. Diese Spaltungen und die grosse Variabilität in diesen Kreuzungen werden restlos durch den Effekt der Gene *I* und *O* erklärt, weshalb das Gen *G* überflüssig und ausserdem mit *O* als synonym zu betrachten ist.

5. Die von WHITE (1917) publizierte und später von SVERDRUP (1927) konstatierte Koppelung zwischen *G* und *O* ist daher nur eine scheinbare.

6. Die rezessive Allele zu *O* bei Goldkönig, $o_r$, hat folgenden pleiotropen Effekt: Erblassen der grünen Farbe der Kotyledonen von *rr*-Samen zu blass grün — ohne Spur von grün, mehr oder weniger blassgelbe Blätter und Stammteile in verschiedenen Entwicklungsstadien, blassgelbe Hülsen sowie ein stark erhöhtes Variationsvermögen der Kotyledonenfarbe von *rr*-Samen (was natürlich auch so ausgedrückt werden kann: Erblassen der grünen Kotyledonenfarbe bei *rr*-Samen in stark variierendem Grade).

7. Eine zusammenfassende Übersicht über die genotypische Konstitution hinsichtlich der Kotyledonenfarbe des untersuchten Materials ist in Kap. VI 5 b und in Tab. 9 gegeben.

8. Die Differenzen in den Spaltungsresultaten von WHITE und Verf. können wahrscheinlich durch den Einfluss verschiedener Verhältnisse, unter denen das Material sich entwickelt hat, gedeutet werden. Die verschiedenen Milieuverhältnisse dürften auf ein Material mit so grossem Variationsvermögen, wie dieses zeigt, einen besonders grossen Einfluss haben.

9. Die verschiedene Variationstendenz verschiedener Genotypen wird speziell auf S. 257 behandelt, und in Fig. 3 wird eine schematische Darstellung derselben gegeben.

10. Die Genen *R*, *O* und *V*(*P*?) zeigen in den untersuchten Kreuzungen regelrecht monohybride Spaltung.

11. In bezug auf *R* zeigt doch die Verteilung der $F_3$-Familien in konstante und spaltende in einer Kreuzung ein vom idealen stark abweichendes Verhältnis, indem viel zu wenig spaltende vorkommen. Die direkte Spaltung in $F_2$ und $F_3$ zeigt bei dieser Kreuzung keine Unregelmässigkeiten. Es wurde keine Erklärung zu geben versucht, aber eine neuerliche Untersuchung ist beabsichtigt.

12. Die Untersuchungen anderer Verff. bestätigend wurde freie Kombination zwischen *I*—*R*, *I*—*V*(*P*?), *R*—*O* und *R*—*V*(*P*?) beobachtet.

13. Eine Koppelung, etwa einem Gametenverhältnisse von 8 : 1 entsprechend, zwischen *I*—*O* wurde in Übereinstimmung mit dem Resultate SVERDRUPS (1927), das jedoch ein höheres Koppelungsverhältnis zeigt (17 : 1), konstatiert.

14. Die Genen *V*(*P*?) und *O*, deren Beziehungen bisher nicht untersucht worden sind, haben ein Verhalten gezeigt, das auf freie Kombination deutet, wenn dies auch auf Grund der geringen Individuenanzahl nicht als voll bewiesen betrachtet werden kann.

Hälsingborg im Januar 1929.

## ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. and KILBY, MISS. 1905. Peas. — Rep. Evol. Comm. 2. (Nur Ref. gesehen).
2. HALLQVIST, C. 1921. The inheritance of the flower colour and the seed colour in *Lupinus angustifolius*. — Hereditas II.
3. HAMMARLUND, C. 1923. Über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. — Hereditas IV.
4. HURST, C. C. 1904. Experiments in the heredity of peas. — Journ. of the Royal Hortic. Society XXVIII. (Nur Ref. gesehen).
5. KAPPERT, H. 1927. Über die Auswertung dihybrider Spaltungsreihen bei Koppelungsstudien. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre XLIV.
6. LAMPRECHT, H. 1929. Årsbok från Alnarps Trädgårdars Försöksverksamhet. 2:dra årg. 1928.
7. MEURMAN, O. 1924. Über den Einfluss des Alters auf die Vererbung einiger Samenmerkmale bei Erbsen. — Hereditas V.
8. NEFF, DOROTHY J. and WHITE, O. E. 1927. Inheritance studies in *Pisum* VI. Multiple allelomorphism and the inheritance of green and yellow foliage and pod color. — Amer. Journ. of Botany XIV.

9. PELLEW, CAROLINE and SVERDRUP, ASLAUG. 1923. New observations on the genetics of peas (*Pisum sativum*). — Journ. of Genetics XIII.
10. RASMUSSON, J. 1927. Genetically changed linkage values in *Pisum*. — Hereditas X.
11. SVERDRUP, ASLAUG. 1927. Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. — Journ. of Genetics XVII.
12. WELLENSIEK, S. J. 1925. Genetic monograph on *Pisum*. — Bibliographia Genetica II.
13. — 1927. Methods for calculating the actual gametic $F_2$ series from a given zygotic series. — Genetica IX.
14. WHITE, O. E. 1916. Inheritance studies in *Pisum*. I. Inheritance of cotyledon color. — The American Naturalist L.
15. — 1917 a. Studies of inheritance in *Pisum*. II. The present state of knowledge of heredity and variation in peas. — Proc. Americ. Philos. Soc. LVI.
16. — 1917 b. Inheritance studies in *Pisum*. IV. Interrelation of the genetic factors of *Pisum*. — Journ. of Agricult. Research XI.

## INHALT.

Seite

# CRITICAL REMARKS TO Y. SINOTO'S PAPER ON A TETRAPARTITE SEX CHROMOSOME COMPLEX IN HUMULUS

BY *Ö. WINGE*

GENETIC LABORATORY OF THE ROYAL VETERINARY AND AGRICULTURAL COLLEGE, COPENHAGEN

---

IN a work by Y. SINOTO (1929), which I received immediately after my treatise (1929) had been published, the author states some results that are in absolute conflict with those which I, partly in my first work on sex chromosomes (1923), partly in my above work from 1929, have published concerning sex chromosomes in *Humulus lupulus*. SINOTO certainly, like me, finds 20 chromosomes in somatic nuclear plates, and ascertains that at the reduction division in the pollen mother cells 10 chromosomes move to each pole; but he states (l. c., p. 46) that »the unequal chromosome pair figured by WINGE was not found, but instead of it there was found one tetrapartite chromosome in addition to the 8 autosomic gemini», and he pictures this quartered chromosome complex, which he thinks consists of an $X_1 + Y_1 + X_2 + Y_2$, which in the heterotypical metaphase lie in zig-zag fashion in the form of an N; »it consists of four univalent chromosomes of which two middle ones ($X_2 - Y_1$) are equal in size and larger than the two extreme ones ($X_1 - Y_2$) which are different in size from one another». The author by this thinks to have proved the existence of a new type of sex chromosomes. $X_1 + X_2$ are supposed to go to half the pollen grains, $X_1 + Y_2$ to the other half, $X_1 + X_2 + X_1 + X_2$ being hypothetically attributed to the female plant.

Although the possibility cannot a priori be rejected that different races of *Humulus lupulus* disagree with regard to their sets of chromosomes, I have, according to my comprehensive experience with regard to this plant, in this case no doubt that SINOTO's observations are due to the fact that he has observed characteristic conditions of the position of four *autosomes* which also occasionally occur in my preparations while he has overlooked the $X$—$Y$-chromosome pair itself. An $X$—$Y$-chromosome pair consisting of partners of which one is twice as large as the other, is found exceedingly distinct everywhere in my

material, also in cases in which there further occurs a row of four autosomes attached to each other, similar to the so-called »sex chromosomes» in SINOTO's pictures.

It must be kept in mind that the occurrence of tripartite and tetrapartite chromosomes is far from being rare and need not have anything to do with sex chromosomes. In such respects it is of interest to view figures of e. g. KIHARA's and ONO's tripartite sex chromosome complex in *Rumex* (1923) and KIHARA's tripartite sex chromosome in *Humulus japonicus* (1928), and also my pictures of the latter (1923 and 1929), and to compare these with my trisomes in wheat speltoids (1924, p. 248), or with McCLINTOCK's trisomes in a triploid *Zea Mays* (1929), which have nothing to do with sex determination.

The complete correspondence in appearance of the quite different phenomena shows that the conclusion cannot be drawn as a matter of course that chromosome complexes which in appearance remind of sex chromosome complexes have really anything to do with sex determination. SINOTO will no doubt on a closer study of his preparations find out the presence of a regular *X*—*Y*-pair as stated by me.

## LITERATURE CITED.

1. KIHARA, H. 1928. On the chromosomes of *Humulus japonicus*. — The Bot. Magazine, *42*.
2. KIHARA, H. and ONO, T. 1923. Cytological studies on *Rumex* L., I and II. — Ib., *37*.
3. McCLINTOCK, B. 1929. A cytological and genetical study of triploid maize. — Genetics, *14*.
4. SINOTO, Y. 1929. On the tetrapartite chromosome in *Humulus lupulus*. — Proc. of the Imp. Acad. Tokyo, *5*.
5. WINGE, Ö. 1923. On the sex chromosomes, sex determination, and preponderance of females in some dioecious plants. — Comptes rendus du Lab. Carlsberg, *15*.
6. — 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. — Hereditas, *V*.
7. — 1929. On the nature of the sex chromosomes in *Humulus*. — Ib., *XII*.

# ÜBER SUBLETALE UND DISHARMONISCHE CHROMOSOMENKOMBINATIONEN

VON *HARRY FEDERLEY*
HELSINGFORS

DIE Ursache der Sterilität der Artbastarde wird allgemein darauf zurückgeführt, dass bei der Bildung der Zygoten der $F_2$-Individuen letale Kombinationen von Chromosomen entstehen. Diese haben eine baldige Unterbrechung der Entwicklung zur Folge und verursachen binnen kurzer Zeit den Tod des jungen Keimes. Findet eine nicht normale Konjugation der im Bastard zusammengebrachten artfremden Chromosomen bei der Bildung der Gameten statt, so ist wohl eine solche Annahme nicht nur berechtigt, sondern es wird in vielen Fällen möglich sein die Anomalien in der Gametogenese der $F_1$-Bastarde sowie auch die verschiedenen Chromosomenzahlen in den Embryonen der $F_2$-Individuen tatsächlich festzustellen. Bis jetzt liegen zwar nur wenige solche Untersuchungen vor, und besonders die Chromosomenverhältnisse der Embryonen der nicht lebensfähigen $F_2$-Individuen sind nur ausnahmsweise untersucht worden.

Besitzen dagegen die beiden gekreuzten Arten dieselbe Chromosomengarnitur und verläuft die Gametogenese des Bastards in beiden Geschlechtern normal, so bietet selbstverständlich der Nachweis letaler Chromosomenkombinationen weit grössere Schwierigkeiten und wird sogar unmöglich, wenn die Chromosomen der beiden Arten nicht von einander unterschieden werden können. Und dies wird meistens der Fall sein. Nur die Geschlechtschromosomen bilden in dieser Beziehung eine Ausnahme und bieten sogar ein dankbares Material dar, das uns die Möglichkeit gibt eine exakte Analyse durchzuführen. Über eine solche soll hier berichtet werden.

---

Seitdem die Biologen in systematischer Weise Bastardierungsversuche angestellt haben, ist es ihnen bekannt gewesen, dass reziproke Kreuzungen nicht immer gleich ausfallen. Ein nicht ganz seltener Fall ist derjenige, dass in der einen Kreuzung Bastarde von sowohl

männlichem als weiblichem Geschlecht entstehen, wogegen in der reziproken nur das eine Geschlecht vertreten ist. Unter den Lepidopteren, die wohl öfter als Spezies irgend einer anderen Familie im Tierreich zu Artbastardierungen herangezogen worden sind, ist es häufig das weibliche Geschlecht, das unter den Bastarden fehlt. Seit einigen Jahren habe ich meine Aufmerksamkeit auf diese Erscheinung gerichtet gehabt und werde mir erlauben über meine zur Lösung dieser Frage angestellten Versuche hier zur berichten.

Bei den Schmetterlingen ist das weibliche Geschlecht das digametische, wie nicht nur experimentelle sondern auch zytologische Untersuchungen klar beweisen. Allerdings kann die Heterogametie der Weibchen nicht immer morphologisch nachgewiesen werden. In den meisten Fällen dürften die Chromosomenverhältnisse der beiden Geschlechter keine Unterschiede verraten, aber trotzdem können wir nicht bezweifeln, dass alle Lepidopterenweibchen digametisch sind. Dies ist bei der Beurteilung der reziproken Kreuzungen von Gewicht. Kreuzen wir nämlich zwei Arten *A* und *B*, so werden die Bastardmännchen in den reziproken Kreuzungen vollständig identisch sein, wogegen die Weibchen verschieden ausfallen. Bezeichnen wir die Geschlechtschromosomen der Männchen *XX*, diejenigen der Weibchen *XY*, so würden die reziproken Kreuzungen zwischen den Arten *A* und *B* folgendermassen stattfinden:

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1) | $A$♀ $X_a Y_a$ | × | $B$♂ $X_b X_b$ | = | $F_1$♂ $X_a X_b$ | $F_1$♀ $X_b Y_a$ |
| 2) | $B$♀ $X_b Y_b$ | × | $A$♂ $X_a X_a$ | = | $F_1$♂ $X_a X_b$ | $F_1$♀ $X_a Y_b$ |

Wenn nun der Bastard in der einen Kreuzung, z. B. der ersten, in beiden Geschlechtern vertreten ist, in der anderen dagegen nur in dem männlichen, so kann diese Erscheinung nach den Erfahrungen der heutigen Genetik auf zweierlei Weise erklärt werden.

1:o. Alle Weibchen werden in Männchen verwandelt, weil das $Y_b$-Chromosom zu schwach ist um die kräftige Wirkung des $X_a$-Chromosoms zu überwinden und die Entwicklung weiblich zu determinieren.

2:o. Alle Weibchen sterben, weil die Kombination des Chromosoms $X_a$ mit dem Chromosom $Y_b$ eine letale ist.

In dem ersten Falle müssten 100 % der Eier Männchen ergeben. In dem zweiten Falle müssten nur 50 % der Eier Männchen

ergeben, die übrigen 50 % früher oder später zu Grunde gehen und die Leichen der Weibchen nachgewiesen werden können.

Beide Möglichkeiten sind tatsächlich unter den Lepidopteren realisiert. Hier wird es meine Aufgabe sein nur den zweiten Fall zu behandeln und den Beweis zu bringen, dass *gewisse Kombinationen von X- und Y-Chromosomen in dieser Insektenordnung letal oder subletal*[1] *wirken und in einigen Fällen bei dem Weibchen gametische Sterilität hervorrufen können.*

Meine Experimente sind mit den Sphingidenarten *Chaerocampa elpenor* L. und *Metopsilus porcellus* L. angestellt worden. Die reziproken Kreuzungen sind verhältnismässig leicht zu erzielen, obgleich sie bei weitem nicht immer entwicklungsfähige Eier ergeben. Einige kreuzbefruchtete Weibchen legen dagegen Eier, die sich fast alle gut entwickeln. In der Kreuzung *porcellus* ♀ × *elpenor* ♂ erhält man sowohl Männchen als Weibchen, ungefähr in derselben Zahl. In der reziproken Kreuzung *elpenor* ♀ × *porcellus* ♂ entstehen dagegen lauter Männchen; die Weibchen erreichen das Puppenstadium, verwandeln sich jedoch nicht in Imagines sondern sterben nach zweimaliger Überwinterung.

Die Kreuzungen spielen sich nach folgendem Schema ab:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *porcellus* ♀ | × | *elpenor* ♂ | *elpenor* ♀ | × | *porcellus* ♂ |
| $X_p Y_p$ | | $X_e X_e$ | $X_e Y_e$ | | $X_p X_p$ |
| $F_1$ ♂ | | $F_1$ ♀ | $F_1$ ♂ | | $F_1$ ♀ |
| $X_p X_e$ | | $X_e Y_p$ | $X_p X_e$ | | $(X_p Y_e)$<br>subletal |

In beiden Kreuzungen sind die Männchen von demselben Typus $X_p X_e$, wogegen die Weibchen der ersten Kreuzung $X_e Y_p$, diejenigen der zweiten $X_p Y_e$ sind. Von diesen stellt das Weibchen $X_e Y_p$ eine lebensfähige Kombination dar, wogegen die Kombination $X_p Y_e$ eine subletale ist, indem sie sich nur bis zum Puppenstadium entwickelt, jedoch nicht das Vermögen hat die Histolyse und Histogenese einzuleiten und demzufolge die Metamorphose zur Imago nicht durchführen kann.

Da bei dem Bastard *porcellus* ♀ × *elpenor* ♂ die Gametogenese in beiden Geschlechtern völlig normal ist und die Fertilität der Bastarde auch nicht eingeschränkt ist, lag die Möglichkeit vor die Hypothese

[1] Subletal nenne ich die Wirkung, wenn die Raupe oder die Puppe vollständig lebensfähig ist, jedoch die Metamorphose nicht durchzuführen vermag, wodurch der Tod die Entwicklung unterbricht, ehe das Imagostadium erreicht ist.

von der Subletalität der Chromosomenkombination $X_p Y_e$ experimentell zu prüfen. Aus Gründen, die hier nicht näher auseinandergesetzt werden können, kann eine $F_2$-Generation, wenigstens im Norden, nicht erzielt werden, wogegen eine Rückkreuzung des Bastardmännchens *porcelp* mit einem reinen *elpenor* ♀ leicht auszuführen ist. Eine solche Kreuzung müsste folgendermassen ausfallen:

| | *elpenor* ♀ $X_e Y_e$ | × | *porcelp* ♂ $X_p X_e$ | |
|---|---|---|---|---|
| | ♂ | | ♀ | |
| 1) | $X_e X_e$ | | $X_e Y_e$ | 2 ♂♂ : 1 ♀ |
| 2) | $X_p X_e$ | | ($X_p Y_e$) subletal | |

Da das Bastardmännchen zwei verschiedene $X$-Chromosomen besitzt, so muss es auch zwei verschiedene Spermien bilden, solche mit einem $X_p$- und solche mit einem $X_e$-Chromosom. Demzufolge müssen auch zwei Typen von Männchen und Weibchen entstehen. Von diesen sind die durch Befruchtung eines Spermiums mit einem $X_e$-Chromosom, Reihe 1), in beiden Geschlechtern lebensfähig, wogegen diejenigen, die einem Spermium mit einem $X_p$-Chromosom ihr Dasein verdanken, Reihe 2), nur im männlichen Geschlecht vollständig lebenstauglich sind, im weiblichen dagegen infolge der Chromosomenkombination $X_p Y_e$ alle als Puppen zu Grunde gehen. In einer solchen Rückkreuzung müssen wir also unter den Imagines das Geschlechtsverhältnis 2 ♂♂ : 1 ♀ erwarten.

Im Jahre 1925 gelang es mir fünf solche Rückkreuzungen zu erhalten (2521, 2522—2524, 2529). Das Resultat dieser Zuchten geht aus der untenstehenden Tabelle hervor.

| | $X_e Y_e$ ♀ | $X_p X_e$ ♂ | | $Y_e X_e$, $X_p X_e$ ♂ | $X_e Y_e$ ♀ | $X_p Y_e$ ♀ (subletal) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2521 | *elpenor* | × *porcelp* | ........ | 7 | 4 | — |
| 2522 | » | » | ........ | 6 | 4 | 1 |
| 2523 | » | » | ........ | 13 | 9 | 5 |
| 2524 | » | » | ........ | 17 | 11 | einige? |
| 2529 | » | » | ........ | 24 | 9 | 6 |
| | | | S:a | 67 | 37 | ? |
| | | | Korr. | + 2,3 | — 2,3 | |
| | | | Ber. | 69,3 | 34,7 | |

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, kommen Weibchen der subletalen Kombination, wie zu erwarten war, in allen Zuchten mit Ausnahme einer einzigen (2521) vor. Bei der geringen Zahl von 11 Imagines in

dieser Zucht ist der Mangel von nicht ausschlüpfenden ♀-Puppen nicht überraschend. In der Kreuzung 2524 wurde die Zahl der Puppen mit der subletalen Chromosomenkombination leider nicht exakt festgestellt, weshalb die Summe solcher Puppen in allen Zuchten auch nicht genau angegeben werden kann. Unter der Annahme, dass die Raupen des Typus $X_pY_e$ ebenso lebenskräftig wie diejenigen der Konstitution $X_eY_e$ wären, hätte man eine gleich grosse Anzahl $X_eY_e$-Imagines wie nicht ausschlüpfende $X_pY_e$-Puppen erwartet. Wie die Zahlen beweisen, ist dies nicht der Fall, und auch in den späteren Versuchen, in denen die subletale Chromosomenkombination zu stande kommen musste, ist die Zahl der nicht ausschlüpfenden ♀-Puppen meistens bedeutend geringer als diejenige der metamorphosierten Weibchen Es hat den Anschein, als ob schon die Raupen vom Typus $X_pY_e$ nicht ganz selten die Verwandlung in die Puppe nicht zu vollbringen vermöchten. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird durch folgende Beobachtung bestärkt. Im Sommer 1925 hatte ich grosse Verluste an Raupen, und bei der Sektion der verstorbenen erwachsenen Raupen erwiesen sich die allermeisten als Weibchen. Der Mangel an nicht ausschlüpfenden ♀-Puppen ist also vermutlich durch grosse Sterblichkeit der Raupen dieses Typus zu erklären. Die geringere Lebenstauglichkeit dieser Raupen dürfte wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit auf die subletale Chromosomenkombination zurückgeführt werden können.

Die Übereinstimmung zwischen der berechneten und erhaltenen Zahl von Männchen und Weibchen ist dagegen eine sehr gute.

In den soeben besprochenen Rückkreuzungen müssen die Männchen von zwei verschiedenen Typen sein, nämlich $X_eX_e$ und $X_pX_e$ [1]. Phänotypisch sind die beiden Typen zwar nicht zu unterscheiden, sie müssen sich jedoch bei einer Kreuzung mit einem Weibchen derselben Zucht oder einem reinen *elpenor*-Weibchen — die ja beide $X_eY_e$ sind

[1] Wir sehen hier ganz von den Autosomen ab, die selbstverständlich eine enorme Anzahl verschiedener Kombinationen bilden. Diese kommen auch in einer bunten Mannigfaltigkeit der Phänotypen zum Vorschein. In der vorliegenden Untersuchung gilt es nur den Beweis dafür zu bringen, dass die Letalität eines Teils der Weibchen von der Geschlechtschromosomenkombination $X_pY_e$ abhängig ist. Die Analyse der in den Autosomen lokalisierten Faktoren, unter denen es übrigens offenbar auch viele letaler Natur gibt, soll zum Gegenstand einer speziellen Untersuchung gemacht werden.

— verschieden verhalten. Das Männchen vom Typus $X_eX_e$ muss gleichviel Männchen und Weibchen ergeben, das Männchen vom Typus $X_pX_e$ dagegen doppelt so viele Männchen als Weibchen. Im letzten Fall wird nämlich die halbe Anzahl der Weibchen wiederum die subletale Kombination $X_pY_e$ erhalten und demzufolge im Puppenstadium sterben.

Um das tatsächliche Vorkommen zweier Typen von Männchen festzustellen wurden im Sommer 1926 10 Männchen aufs geratewohl ausgewählt und 7 von ihnen mit Weibchen aus denselben Rückkreuzungen, 3 mit reinen *elpenor*-♀♀ gekreuzt. Das Resultat dieser 10 Kreuzungen geht aus untenstehender Tabelle hervor.

| | $X_eY_e$ ♀ | | $X_pX_e$ ♂ | $X_eX_e$, $X_pX_e$ ♂ | $X_eY_e$ ♀ | $X_pY_e$ ♀ (subletal) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 26 : I | 23 (*elp.* × *porcelp*) | × | 21 (*elp.* × *porcelp*) ... | 14 | 17 | 11 |
| 26 : II | 22 » » | × | 29 » » ... | 2 | 1 | 1 |
| | | | S:a | 16 | 18 | 12 |
| | | | Korr. | + 7 | — 6,5 | — 0,5 |
| | | | Ber. | 23 | 11,5 | 11,5 |

| | $X_eY_e$ ♀ | | $X_eX_e$ ♂ | $X_eX_e$ ♂ | $X_eY_e$ ♀ |
|---|---|---|---|---|---|
| 26 : II | 21 (*elp.* × *porcelp*) | × | 29 (*elp.* × *porcelp*)........... | 6 | 3 |
| 26 : V | 21 » » | × | 21 » » ........... | 4 | 10 |
| 26 : VI | 24 » » | × | 29 » » ........... | 20 | 23 |
| 26 : VII | 23 » » | × | 22 » » ........... | 33 | 29 |
| 26 : VIII | 23 » » | × | 23 » » ........... | 5 | 4 |
| | | | S:a | 68 | 69 |
| | | | Korr. | + 0,5 | — 0,5 |
| | | | Ber. | 68,5 | 68,5 |

| | $X_eY_e$ ♀ | | $X_pX_e$ ♂ | $X_eX_e$, $X_pX_e$ ♂ | $X_eY_e$ ♀ | $X_pY_e$ ♀ (subletal) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 26 : IX | *elpenor* | × | 24 (*elp.* × *porcelp*) ................. | 9 | 9 | 11 |
| 26 : XI | » | × | 29 » » ................. | 19 | 12 | 4 |
| | | | S:a | 28 | 21 | 15 |
| | | | Korr. | + 4 | — 5 | + 1 |
| | | | Ber. | 32 | 16 | 16 |

| | $X_eY_e$ ♀ | | $X_eX_e$ ♂ | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 26 : X | *elpenor* | × | 21 (*elp.* × *porcelp*) ................. | 4 | 1 |

Wir konstatieren zunächst, dass von den 7 Männchen, die mit Rückkreuzungsweibchen gepaart wurden, 2 vom Typus $X_pX_e$ waren, 5 dagegen vom Typus $X_eX_e$; von den 3 mit *elpenor*-♀♀ gekreuzten Männchen waren wiederum 2 vom Typus $X_pX_e$ und nur eines vom

Typus $X_e X_e$. Dass von 10 willkürlich herausgegriffenen Männchen 4 dem einen, 6 dem anderen Typus angehörten, kann als ein der Erwartung gut entsprechendes Resultat bezeichnet werden. Dazu kommt noch, dass die Zucht 26 : X nur ein einziges Weibchen ergab, weshalb es nicht ausgeschlossen ist, dass das Männchen dennoch vom Typus $X_p X_e$ war; in dem Fall wäre das Resultat idealisch.

Was sodann die Verteilung von Männchen und den beiden phänotypisch verschiedenen Weibchen in der Nachkommenschaft betrifft, so kann sie auch als ziemlich befriedigend charakterisiert werden. Zwar ist die Individuenzahl der verschiedenen Zuchten sehr klein und die Abweichungen von den Idealzahlen ziemlich erheblich. Das Resultat bestätigt jedoch die Richtigkeit der Hypothese.

In einer Zucht, wo das Weibchen aus einer Rückkreuzung stammt und also $X_e Y_e$ ist, das Männchen dagegen ein reines *elpenor*-Individuum ist, dürfen selbstverständlich keine Weibchen mit der subletalen Chromosomenkombination auftreten. Zur Kontrolle wurde eine solche Kreuzung auch ausgeführt, und wie das Zuchtresultat beweist, wurde die Erwartung bestätigt.

| | $X_e Y_e$ ♀ | $X_e X_e$ ♂ | $X_e X_e$ ♂ | $X_e Y_e$ ♀ |
|---|---|---|---|---|
| 26 : IV 23 | (*elp.* × *porcelp*) | × *elpenor* | 37 | 26 |
| | | Korr. | — 5,5 | + 5,5 |
| | | Ber. | 31,5 | 31,5 |

Alle 26 ♀-Puppen ergaben also erwartungsgemäss Imagines.

Im Sommer 1927 wurden die Kontrollversuche noch fortgesetzt, und zu diesem Zweck Männchen aus den Zuchten 26 : I und 26 : IX, die nichtausschlüpfende ♀-Puppen enthalten hatten, und deren Männchen von zwei verschiedenen Typen sein sollten, mit Weibchen verschiedener Abstammung gekreuzt.

Das Resultat dieser fünf Zuchten zeigt folgende Tabelle:

| | $X_e Y_e$ ♀ | | $X_p X_e$ ♂ | $X_e X_e$, $X_p X_e$ ♂ | $X_e Y_e$ ♀ | $X_p Y_e$ ♀ (subletal) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2706 | *elpenor* | × IX | *elp.* × (*elp.* × *porcelp*) | 16 | 11 | 7 |
| 2710 IV | [(*elp.* × *porcelp*) × *elp.*] | × IX | » » » | 27 | 16(—2?) | 8 (+ 2?) |
| 2711 IX | [*elp.* × (*elp.* × *porcelp*)] | × IX | » » » | 27 | 4 | 7 |
| | | | S:a | 70 | 31 | 22 |
| | | | Korr. | — 8,50 | — 0,25 | + 8,75 |
| | | | Ber. | 61,5 | 30,75 | 30,75 |

| | $X_eY_e$ ♀ | $X_pX_e$ ♂ | $X_eX_e, X_pX_e$ ♂ | $X_eY_e$ ♀ | $X_pY_e$ ♀ (subletal) |
|---|---|---|---|---|---|
| 2712 | VI (*elp.* × *porcelp*)[2] | × I (*elp.* × *porcelp*)[2] | 18 | 10 | 4 |
| 2713 | VI » » | × I » » | 17 | 14 | 5 |
| | | S:a | 35 | 24 | 9 |
| | | Korr. | − 1 | − 7 | + 8 |
| | | Ber. | 34 | 17 | 17 |

In diesen Versuchen hat der Zufall es so gefügt, dass alle 5 Männchen vom $X_pX_e$-Typus waren, denn in allen Zuchten traten nicht verwandlungsfähige Puppen auf. Hier kommt die geringere Lebenstauglichkeit der Raupen vom Typus $X_pX_e$ wieder klar zum Vorschein, indem die Anzahl der Puppen mit der subletalen Kombination immer zu klein ist.

Die in der Zucht 2710 mit einem Fragezeichen versehenen 2 Weibchen müssen etwas eingehender besprochen werden. Es scheint nämlich fraglich, ob sie als zum Typus $X_eY_e$ oder $X_pY_e$ gehörig angesehen werden sollen. Sie schlüpften erst am 6. und 16. September 1928, während die übrigen überwinterten Puppen zwischen dem 24. Juni und dem 28. Juli 1928 die Falter ergaben. Es ist deshalb nicht unmöglich, dass die beiden Weibchen vom Typus $X_pY_e$ waren, und dass sie infolge ganz spezieller innerer oder äusserer Ursachen dennoch zur Entwicklung gekommen wären.

Dass die Wirkung letaler Faktoren unter Umständen aufgehoben werden kann, ist ja früher bekannt. Wir kommen auf diese Frage noch zurück.

Selbstverständlich wären Rückkreuzungen mit *porcellus*-♂♂ auch ausschlaggebend gewesen. Da alle *porcellus*-Spermien ein $X_p$-Chromosom enthalten, so müssten alle Weibchen in einer solchen Rückkreuzung vom Typus $X_pY_e$ sein, und wenn diese wirklich subletal ist, so müssten überhaupt keine Imagines weiblichen Geschlechts entstehen.

Solche Kreuzungen sind nicht schwer zu erzielen, und die Raupen schlüpfen auch gut aus den Eiern, aber sie gedeihen sehr schlecht und nur wenige werden erwachsen. Da jedoch bei meiner Zuchtmethode auch die reinen *porcellus*-Raupen miserabel gedeihen, so muss die Ursache der schlechten Resultate nicht in den Bastardkombinationen, sondern in einem für die *porcellus*-Konstitution ungeeignetes Milieu gesucht werden. Und da bei den Rückkreuzungsindividuen, die einen

reinen *porcellus*-Elter hatten, die *porcellus*-Chromosomen die Mehrzahl bilden, so ist das schlechte Resultat verständlich.

Im Sommer 1926 gelang eine solche Rückkreuzung mit *porcellus* und ergab auch, trotz grosser Verluste, eine ziemliche Anzahl Puppen und Falter. Das Resultat war folgendes:

| | $X_e Y_e$ ♀ | $X_p X_p$ ♂ | $X_p X_e$ ♂ | $X_p Y_e$ ♀ | $X_p Y_e$ ♀ (subletal) |
|---|---|---|---|---|---|
| 26 : XIII 24 (*elp.* × *porcelp*) × *porcellus* | | | 8 | 3 | 3 |

Also wider Erwartung entwickelten sich 3 Weibchen, während dieselbe Anzahl in den Puppen starb. Die 3 ♀-Imagines müssen hier vom Typus $X_p Y_e$ gewesen sein, weshalb diese Chromosomenkombination hier nicht subletal gewirkt haben kann. Sie hat jedoch eine sehr starke Verzögerung der Metamorphose hervorgerufen. Die 8 Männchen schlüpften nämlich zwischen dem 16. und dem 29. Juni aus der Puppe, wogegen das erste Weibchen erst Ende Juli Zeichen der beginnenden Metamorphose zeigte. Am 2. August war es jedoch halbtot, weshalb es aus der Puppenschale herauspräpariert wurde. Die Sektion ergab, dass es kein einziges Ei enthielt. Die beiden anderen Weibchen entwickelten sich normal und schlüpften am 8. August und 6. September aus. Schon die lange Entwicklungsperiode im Vergleich mit derjenigen der Männchen und der Falter der übrigen Rückkreuzungen sprechen dafür, dass hier ähnlich wie bei den oben besprochenen Weibchen der Zucht 2710, die Kombination $X_p Y_e$ vorlag, dass sie jedoch nicht immer eine streng letale Wirkung zu haben braucht. In dem vorliegendem Fall scheint es mir nicht ausgeschlossen, dass die überwiegende Mehrzahl der *porcellus*-Chromosomen die Letalität in eine Semiletalität verwandelt hat und sogar zur Entwicklung äusserlich normaler Weibchen geführt hat. Ob diese Weibchen auch normal entwickelte Eier enthielten konnte leider nicht festgestellt werden, was von grossem Interesse gewesen wäre. Eine Häufung der *elpenor*-Chromosomen unter gleichzeitiger Reduktion der *porcellus*-Chromosomen scheint keine Wirkung auf den subletalen Einfluss der Kombination $X_p Y_e$ auszuüben.

Die drei Weibchen der Zucht 26 : XIII scheinen mir also nicht gegen die Hypothese von der Subletalität der Kombination $X_p Y_e$ zu sprechen, denn ein Aufheben der letalen Wirkung einer im allgemeinen letalen Chromosomenkombination ist auch früher konstatiert worden. Ich erinnere an die infolge einer »Non-disjunction» entstandenen Weibchen von *Drosophila melanogaster* mit 3 $X$-Chromosomen. Sie wurden lange als nicht lebensfähig angesehen, bis es Bridges gelang

einige lebensfähige, äusserlich normale Individuen von diesem Typus zu erhalten.

In der obigen Zucht 26 : XIII mussten der Hypothese gemäss alle Männchen $X_pX_e$ sein und demzufolge in ihrer Nachkommenschaft zwei Typen von Männchen und zwei Typen von Weibchen enthalten. Von den ♀-Typen musste der eine von dem subletalen Typus sein. Zwei solche Männchen wurden mit Weibchen aus der Zucht 26 : IV gekreuzt, und in beiden Zuchten kamen tatsächlich Weibchen mit der subletalen Chromosomenkombination vor. Ob die Männchen auch von zwei verschiedenen Typen waren, kann noch nicht entschieden werden, da von den wenigen gelungenen Kreuzungen die Puppen noch nicht Falter ergeben haben.

Das Resultat zeigt folgende Tabelle:

| | $X_eY_e$ ♀ | | $X_pX_e$ ♂ | $X_eY_e$ ♂ | $X_eY_e$ ♀ | $X_pY_e$ ♀ (subletal) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2707 IV | [(*elp.*×*porcelp*)×*elp*] | ×XIII | [(*elp.*×*porcelp*)×*porc.*] | 4 | — | 3 |
| 2709 IV | » » » | | » » » | 31 | 13 | 11 |
| | | | S:a | 35 | 13 | 14 |
| | | | Korr. | — 4,0 | + 2,5 | + 1,5 |
| | | | Ber. | 31,0 | 15,5 | 15,5 |

Schliesslich wurden noch 3 Männchen der Zucht 26 : IV auf ihre Chromosomen geprüft. Da in der Zucht keine Puppen mit der subletalen Kombination vorkamen, so können die Männchen auch nur von dem Typus $X_eX_e$ gewesen sein, und demzufolge durften unter ihren Nachkommen keine nicht ausschlüpfenden Puppen vorkommen. Dies war auch nicht der Fall, wie die Tabelle zeigt.

| | $X_eY_e$ ♀ | | $X_eX_e$ ♂ | $X_eX_e$ ♂ | $X_eY_e$ ♀ |
|---|---|---|---|---|---|
| 2703 IV | [(*elp.* × *porcelp*) × *elp.*] | × IV | [(*elp.* × *porcelp*) × *elp.*] ... | 3 | 4 |
| 2704 XI | [*elp.* × (*elp.* × *porcelp*)] | × IV | » » » ... | 23 | 30 |
| 2705 XI | » » » | × IV | » » » ... | 28 | 27 |
| | | | S:a | 54 | 61 |
| | | | Korr. | + 3,5 | — 3,5 |
| | | | Ber. | 57,5 | 57,5 |

Die Versuche sind noch im Sommer 1928 fortgesetzt worden. Die Resultate dieser werden sich erst im Herbst 1929 überblicken lassen. Ich bin jedoch schon heute davon überzeugt, dass sie nichts Neues

bringen, sondern nur die oben geschilderten Ergebnisse bestätigen werden. Es scheint mir, dass die vorliegenden Versuche genügend klar beweisen, dass die Chromosomenkombination $X_p Y_e$ tatsächlich eine subletale ist, und es wird meine Aufgabe sein zu zeigen, dass der oben geschilderte Fall nicht einzig dasteht, sondern dass Parallelfälle in grosser Anzahl nachgewiesen werden können.

Einen Einwand gegen meine Hypothese möchte ich schon hier zurückweisen, nämlich denjenigen, dass die Entwicklungshemmung der ♀-Puppen die Folge einer »Hybridenschwäche» wäre. In Biologenkreisen, die in der Genetik wenig bewandert sind, wird oft von »Hybridenschwäche» gesprochen, einem Begriff, der ebenso schwer exakt zu definieren ist wie der entgegengesetzte, die »Inzuchtschwäche». Aber auch wenn man eine solche ganz diffuse Todesursache gutheissen wollte, scheint sie mir in dem jetzt vorliegenden Falle durchaus nicht befriedigend. Es wäre nämlich ganz unverständlich, dass die reziproken Kreuzungen 26 : IX und 26 : XI einerseits und 26 : IV andererseits so ganz verschieden ausfallen könnten. In der letztgenannten wurde ein Rückkreuzungsweibchen mit einem wilden *elpenor*-♂ gekreuzt, und die Zucht war praktisch genommen verlustlos. Sie ergab 63 Falter und keine nicht ausschlüpfenden ♀-Puppen. In den beiden erstgenannten Zuchten wurden dagegen zwei Rückkreuzungsmännchen mit zwei wilden *elpenor*-♀♀ gekreuzt. Diese beiden Zuchten ergaben zusammen 64 Puppen, von denen jedoch 15 ♀-Puppen — also fast die nach der Hypothese berechnete Zahl 16 — als Puppen starben ohne die Metamorphose durchzuführen. Wenn nun die »Hybridenschwäche» tatsächlich an der Entwicklungshemmung Schuld gewesen wäre, scheint es mir unbegreiflich, weshalb gerade die beiden Hybridenväter an dieser »Hybridenschwäche» gelitten hätten, die Hybridenmutter dagegen garnicht. Und noch schwieriger ist zu erklären, weshalb die abgeschwächten Väter ihre Schwäche nur auf die Hälfte ihrer Töchter, nicht auf alle, und vor allem garnicht auf ihre Söhne übertragen hätten.

Hier muss ich auch noch einen Umstand erwähnen, der ganz entschieden jeden Versuch, die Entwicklungshemmung der ♀-Puppen auf irgend einen Schwächezustand zurückzuführen, widerspricht. Die betreffenden Puppen sind immer viel grösser als diejenigen Puppen, die Falter ergeben. Sie haben auch eine etwas andere Form als die entwicklungsfähigen. Diese sind schlanker mit einem längerem Abdomen und in ihren Bewegungen viel lebhafter, während die trägeren Puppen mit der subletalen Chromosomenkombination kürzer und

gedrungener sind und meistens einen ganz gerade ausgestreckten Hinterkörper zeigen. Die beiden Sorten von ♀-Puppen können also habituell unterschieden werden, und die nicht entwicklungsfähigen machen durchaus einen viel kräftigeren Eindruck.

## DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, dass reziproke Kreuzungen nicht selten verschiedene Resultate ergeben. Die Verschiedenheit wird von einigen Genetikern in der Wirkung des Plasmas der bei den Kreuzungsversuchen benutzten Eier gesucht. Es ist nicht ausgeschlossen, dass das Plasma besonders im Anfang der embryonalen Entwicklung tatsächlich eine wichtige Rolle spielt, aber in den späteren Entwicklungsstadien ist von einem solchen Plasmaeinfluss nichts zu spüren. Vieles spricht dagegen für die Ansicht, dass die Geschlechtschromosomen für die verschiedenen Resultate verantwortlich sind. Einen schlagenden Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht finden wir darin, dass die Bastarde des homogametischen Geschlechts in beiden Kreuzungen gleich ausfallen und dass die Unterschiede zu dem heterogametischen Geschlecht eingeschränkt sind. Die Vertreter des homogametischen Geschlechts müssen ja in bezug auf die Chromosomenverhältnisse in den reziproken Kreuzungen gleich ausfallen, wogegen die Bastarde vom heterogametischen Geschlecht verschiedene Kombinationen von Geschlechtschromosomen erhalten müssen. Der Criss-Cross-Vererbungstypus muss bei Verschiedenheiten im $X$-Chromosom in der einen der reziproken Kreuzungen realisiert werden.

Gilt es morphologische Unterschiede zwischen den zu kreuzenden Arten, so ist der Beweis einer Übers-Kreuz-Vererbung nicht schwer zu bringen. Schon vor mehreren Jahren (FEDERLEY, 1911) wurde ein solcher Fall eingehend beschrieben und später, als die Verhältnisse der Geschlechtschromosomen bei den Schmetterlingen durch die Untersuchungen SEILERS (1914, 1917) klargelegt worden waren, erklärt (FEDERLEY, 1922). Es handelt sich um die Raupenzeichnung der Bastarde zwischen *Pygaera anachoreta* F. und *P. curtula* L. Das $X$-Chromosom von *anachoreta* enthält Faktoren, die eine kräftige Pigmentierung der Raupe hervorrufen. Wird also das homogametische Männchen von *anachoreta* $X_aX_a$ mit dem *curtula*-Weibchen $X_cY_c$ gekreuzt, so erhalten alle Bastarde, sowohl Männchen als Weibchen, vom *anachoreta*-♂ ein $X_a$-Chromosom, und alle Raupen werden demzufolge dunkel pigmentiert und *anachoreta* ähnlich. Findet die Kreu-

zung dagegen zwischen einem *anachoreta*-♀ $X_aY_a$ und einem *curtula*-♂ $X_cX_c$ statt, so erhält nur das Bastardmännchen $X_aX_c$ die *anachoreta*-Faktoren, die im $X_a$-Chromosom lokalisiert sind, und wird demzufolge dunkel, wogegen das Bastardweibchen von dem Typus $X_cY_a$ ist und also keine Faktoren für dunkles Pigment enthält, weshalb die Raupe ganz *curtula* ähnlich ist.

Die Wirkung der in dem $X$-Chromosom lokalisierten Faktoren beschränkt sich nicht nur auf diese morphologischen Merkmale sondern ist auch eine rein physiologische. Es erwies sich nämlich, dass die männlichen Bastardraupen, die ja in beiden Kreuzungen vom Typus $X_aX_c$ sind, sowie auch die ♀-Raupe $X_aY_c$ ihre Entwicklung sehr schnell vollenden, wogegen die ♀-Raupe $X_cY_a$ eine sehr stark verzögerte Entwicklung zeigt. Die Chromosomenkombinationen $X_aX_c$ und $X_aY_c$ beschleunigen also die Entwicklung in hohem Grade, wogegen die Kombination $X_cY_a$ eine stark verzögernde Einwirkung auf die Entwicklungsprozesse ausübt, eine Verzögerung, die so stark sein kann, dass sie die Metamorphose gefährdet und den Tod der Raupe verursacht. Vor dem Jahre 1911 gelang es mir einen kleinen Bruchteil dieser ♀-Raupen zur Verpuppung und sogar zur Vollendung der Metamorphose zu bringen, aber seitdem ist es mir nicht, trotz wiederholter Versuche zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Gegenden, geglückt ein einziges Weibchen zu erhalten. Man muss also die Chromosomenkombination $X_cY_a$ als eine semiletale charakterisieren.

Es schien mir von grossem Interesse zu sein das $Y$-Chromosom von *anachoreta* mit dem $X$-Chromosom einer anderen Art zu vereinigen um zu erfahren, ob die neue Chromosomenkombination auch eine letale ist. Es gelang mir auch einige Mal eine Kreuzung zwischen einem *anachoreta*-♀ und einem *P. pigra*-Männchen zu erzielen, und es erwies sich, dass die Kombination $X_aX_p$ ganz wie die $X_aX_c$ eine sehr schnelle Entwicklung auslöst, so dass alle Männchen nach ganz kurzer Puppenruhe ausschlüpfen und niemals überwintern. Dagegen übt die Kombination $X_pY_a$ ebenso wie die Kombination $X_cY_a$ eine so stark hemmende Einwirkung aus, dass die Raupe es nicht zur Verpuppung bringt, sondern als fast erwachsen stirbt.

In den eben angeführten Beispielen ist also das *anachoreta* $Y$-Chromosom nur mit dem $X$-Chromosom der eigenen Art gut balanciert. Mit dem $X$-Chromosom der nahe verwandten Arten *curtula* und *pigra* bildet es subletale Kombinationen, die meistens schon die Raupen um das Leben bringen.

In dem in vorliegender Untersuchung eingehend analysierten Fall

haben wir in dem Bastard-♀ der Kreuzung *elpenor* ♀ × *porcellus* ♂ eine Chromosomenkombination kennen gelernt, deren letale Wirkung in der Regel erst bei der Puppe ausgelöst wird. Wie aus der Analyse hervorgeht, unterliegt es keinem Zweifel, dass die Kombination eines *porcellus* *X*-Chromosoms mit einem *elpenor* *Y*-Chromosom subletal ist. Dass das *elpenor* Eiplasma mit dem *porcellus* *X*-Chromosom zusammen die subletale Wirkung hervorrufen würde scheint ausgeschlossen zu sein. Es spielt nämlich keine Rolle, ob das *porcellus* *X*-Chromosom in einem reinen *elpenor*-Plasma oder in einem Ei eines Bastards steckt, das eine überwiegende Anzahl *porcellus*-Ahnen besitzt. Sobald das *elpenor* *Y*-Chromosom mit dem *porcellus* *X*-Chromosom zusammengebracht wird, bleibt die Entwicklung im Puppenstadium stehen. Nur ausnahmsweise können äussere Einflüsse und vielleicht eine vermehrte Anzahl *porcellus*-Chromosomen die letale Wirkung aufheben oder mildern, so dass das Weibchen sich zum Falter entwickelt, vermutlich jedoch ohne normale befruchtungsfähige Eier hervorzubringen. Den besten Beweis dafür, dass das *porcellus* *X*-Chromosom sich in dem *elpenor*-Eiplasma gut zurecht findet, liefern die Bastardmännchen, die ja auch ein $X_p$-Chromosom besitzen und dennoch in jeder Beziehung vollwertig sind. Hier wird aber das *Y*-Chromosom des *elpenor*-Eies in den Polkern ausgestossen und kann also keine Störungen hervorrufen.

Kombinationen von Geschlechtschromosomen mit derselben subletalen Wirkung scheinen unter den Sphingiden keine Seltenheit zu sein, und ganz besonders schlecht verträgt sich das *Y*-Chromosom von *elpenor* mit den *X*-Chromosomen nahe verwandter Arten. Weder mit dem *X*-Chromosom von *Deilephila euphorbiae* L. noch mit demjenigen von *D. galii* Rott. bildet es lebensfähige Weibchen, wie ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann. Die ♀-Puppen sterben ohne die Metamorphose zu vollenden, wogegen die Männchen derselben Kreuzungen ihre Entwicklung in wenigen Wochen beendigen.

Das *Y*-Chromosom von *euphorbiae* dürfte auch öfter mit dem *X*-Chromosom anderer Arten letale Kombinationen bilden. Bei Kreuzungen zwischen *euphorbiae* ♀ und Männchen von *elpenor* und *galii* entstehen niemals oder nur als grösste Seltenheit Weibchen. In den reziproken Kreuzungen zwischen *elpenor* und *euphorbiae* entwickeln sich also überhaupt keine weiblichen Falter, denn alle weiblichen Puppen gehen zu Grunde, wogegen die Männchen in beiden Kreuzungen eine normale und schnelle Entwicklung durchmachen.

Die reziproken Kreuzungen zwischen *galii* und *euphorbiae* ver-

halten sich dagegen ähnlich wie diejenigen zwischen *porcellus* und *elpenor*. Die Verbindung *galii* ♀ × *euphorbiae* ♂ ergibt hochgradig fertile Bastarde beider Geschlechter, wogegen die reziproke Kreuzung *euphorbiae* ♀ × *galii* ♂, wie gesagt, nur Männchen und in seltenen Ausnahmefällen vereinzelte Weibchen gibt. Auch hier sterben die Weibchen als Puppen.

In allen den zuletzt erwähnten Fällen, in denen die Fertilität der Bastarde herabgesetzt ist, und eine Analyse aus diesem oder irgendeinem anderen Grunde auf Schwierigkeiten stösst, ist es nicht ausgeschlossen, dass das Eiplasma eine gewisse Rolle spielen könnte. Jedoch erscheint es nicht sehr wahrscheinlich. Denn wenn ein solcher Einfluss bestände, müsste er sich wohl in erster Linie bei der ersten embryonalen Entwicklung äussern, nicht erst bei der Metamorphose der Puppe in den Falter.

Schliesslich kann ich es nicht unterlassen noch einen Fall zu erwähnen, in dem die Kombination eines *Y*-Chromosoms mit einem artfremden *X*-Chromosom keine andere Wirkung hat als dass die Weibchen kein einziges Ei zur Entwicklung bringen und demzufolge völlig steril sind.

Die Entwicklung des Eies und besonders der Aufbau des Deutoplasmas wird offenbar in erster Linie von den Chromosomen im Ei geregelt. Dazu scheint eine gut balancierte Chromosomengarnitur nötig zu sein. Ist die Harmonie nicht vorhanden, so werden keine oder nur ganz mangelhaft ausgebildete Eier entwickelt.

In dem erwähnten Fall handelt es sich um die reziproken Kreuzungen zwischen den beiden *Epicnaptera*-Arten *ilicifolia* L. und *tremulifolia* HB. Wenn *tremulifolia* als Weibchen, *ilicifolia* als Männchen verwendet wird, so erhält man eine normale Bastardbrut, die aus gleich vielen Männchen und Weibchen besteht, vollständig fertil ist und eine spaltende $F_2$-Zucht ergibt (LENZ, 1928). Wird die Kreuzung dagegen in der umgekehrten Richtung ausgeführt, also *ilicifolia* ♀ × *tremulifolia* ♂, so entwickeln sich auch Männchen und Weibchen in der gleichen Zahl, aber die Weibchen, die sehr kräftig und gross sind, haben ganz leere Ovarialfollikel. Ich habe viele solche Weibchen seziert ohne ein einziges Ei entdecken zu können. Hier äussert sich also die unharmonische Chromosomenkonjugation in dem Unvermögen eine normale Oogenese durchzuführen. Allem nach zu urteilen findet die Differenzierung in Ei-, Nähr- und Follikelzellen nicht statt und nur die Ovarialschläuche wachsen aus, verbleiben aber leer.

Wir haben also *drei verschiedene Stufen der Wirkung der sub-*

*letalen Chromosomenkombinationen* feststellen können. Die *erste, früheste und kräftigste Stufe* fanden wir bei den *Pygaera*-Bastarden, bei denen schon *die Raupenentwicklung so stark verzögert ist*, dass die Raupen in der Regel sterben, ehe sie zur Verpuppung reif sind. Die *zweite Stufe*, die besonders für eine ganze Anzahl Sphingiden-Bastarde charakteristisch ist, äussert sich in dem *mangelhaften Vermögen der Puppen sich in Falter zu verwandeln*, und die *dritte Stufe* zeigt sich darin, dass *keine Eier entwickelt werden*, trotzdem die Weibchen einen kräftigen und in jeder Beziehung normalen Eindruck machen.

Ich bezweifle nicht, dass noch andere Stufen entdeckt werden können. So habe ich in der Kreuzung *Cerura furcula* CL. ♀ × *C. bifida* HB. ♂ sowohl Männchen als Weibchen erhalten; jene sind nur wenig fertil, geben aber immerhin mit den Elternarten rückgekreuzt einen ganz geringen Prozentsatz Nachkommen, wogegen die Weibchen zwar Eier enthalten, jedoch niemals Nachkommenschaft ergeben. Die Weibchen haben meistens nur eine geringe Anzahl Eier, von denen viele äusserlich normal aussehen und den Eiern der Elternarten an Grösse nicht nachgeben. Die zytologische Untersuchung der Eier zeigte jedoch, dass sie keinen Kern enthalten. Bei einer geringen Anzahl konnten zwar noch einige Chromatinbrocken entdeckt werden, aber meistens war es unmöglich den Kern oder seine Reste zu finden. Hier hatte also die Differenzierung der Oozyten in Ei- und Nährzellen stattgefunden, und die Follikelzellen hatten eine normale Schale ausgebildet, später hatte die schlecht ausbalancierte Chromosomenkombination jedoch den Zerfall des Eikerns veranlasst. Hier haben wir es also mit einer sehr späten Wirkung zu tun. Zweifellos gibt es auch Fälle, in denen die schädliche Wirkung viel früher, schon bei der Entwicklung des jungen Bastardkeimes, einsetzt, und diesen schon im Ei tötet. In manchen Bastardierungen kann man nämlich deutlich verfolgen, wie die Entwicklung im kreuzbefruchteten Ei plötzlich aufhört und der junge Keim stirbt und zerfällt.

An anderen Tiergruppen sind nur wenige Untersuchungen ausgeführt worden, die es uns ermöglichen würden die Chromosomenverhältnisse ähnlich wie in dem vorliegenden Falle zu analysieren. Nur eine solche möchte ich erwähnen, weil sie für unsere Analyse von besonderem Interesse ist. Ich denke an STURTEVANTS Arbeit, in der er die Kreuzungen zwischen *Drosophila melanogaster* MEIGEN und *Dr. simulans* STURTEVANT behandelt.

Es gelang STURTEVANT die reziproken Kreuzungen zwischen den genannten Arten zu erzielen. In der Kreuzung *melanogaster* ♀ ×

*simulans* ♂ erhielt er lauter Weibchen, wogegen alle Männchen als junge Raupen zu Grunde gingen. Da bei den Dipteren das Männchen das heterogametische Geschlecht ist, so liegt die Vermutung nahe, dass wir es mit einem analogen Fall zu dem von mir untersuchten zu tun hätten. Das *simulans* $Y$-Chromosom könnte sich also nicht mit dem *melanogaster* $X$-Chromosom vertragen. Eine Bestätigung dieser Vermutung erhalten wir weiter durch die Versuche STURTEVANTS *melanogaster* Ausnahmeweibchen $X_m X_m Y_m$ mit *simulans*-Männchen $X_s Y_s$ zu kreuzen. Hier wurden wieder lauter normale Weibchen und dazu eine Anzahl Ausnahmemännchen erhalten. Da in einer solchen Kreuzung die normalen Hybrid-Weibchen entweder $X_m X_s$ oder $X_m X_s Y_m$ sein müssen, und die Ausnahmehybrid-Männchen von der Kombination $X_s Y_m$ sind, so liegt in dem Resultat nichts überraschendes, denn keine Kombination $X_m Y_s$ kommt unter diesen vor. Die Ausnahmeweibchen würden dagegen $X_m X_m Y_s$ sein, und da sie die gefährliche Kombination enthalten, so sind sie nicht lebensfähig. Die Ausnahmeweibchen $X_m X_m X_s$ sind, wie die reinen *melanogaster*-Weibchen mit drei $X$-Chromosomen, wohl nicht oder nur selten lebenstauglich. Soweit würde also alles ausgezeichnet stimmen. Da die Bastarde vollständig steril sind, ist eine exakte Analyse durch Rückkreuzungen nicht durchführbar.

Die reziproke Kreuzung *simulans* ♀ × *melanogaster* ♂ ergibt dagegen ein Resultat, das nicht durch die Wirkung einer letalen Chromosomenkombination erklärt werden kann. Hier entwickeln sich nämlich nur Männchen, wogegen Weibchen äusserst selten zur Entwicklung kommen. Da das weibliche Geschlecht, wie gesagt, hier das homogametische ist, so müssen die Weibchen der reziproken Kreuzungen in bezug auf die Geschlechtschromosomen identisch sein, und man muss STURTEVANT beistimmen, wenn er meint, dass das *melanogaster* $X$-Chromosom in dem *simulans*-Eiplasma nicht das richtige Milieu findet und die Weibchen demzufolge zu Grunde gehen. In dem von mir analysierten Falle liegen die Verhältnisse dagegen anders, und das Plasma hat keine Bedeutung für die Lebensfähigkeit der Embryonen.

Dass die oben beschriebenen subletalen Einflüsse gewisser Geschlechtschromosomenkombinationen von grösster Bedeutung für die Isolierung der Arten von einander sind, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Bei der Leichtigkeit, mit der die Arten sich kreuzen,

könnte man bei Fertilität der Bastarde — wie sie tatsächlich zuweilen vorhanden ist — ein allmähliches Verwischen der Grenzen zwischen den Arten erwarten. Denn wenn sich die $F_1$-Bastarde unter einander fortpflanzen könnten, so würden infolge der Mendelspaltung eine Reihe von Typen entstehen, die die Kluft zwischen den beiden Elternarten ausfüllen würden. Dies wird durch die Letalität gewisser Chromosomenkombinationen nicht unerheblich verhindert. In den von uns erwähnten Beispielen werden die Bastardweibchen eliminiert, und nur die Bastardmännchen können sich mit den Weibchen der Elternarten kreuzen. Wenn dies gelingt, so wird immerhin die Hälfte der Weibchen in der Nachkommenschaft wieder eliminiert, weil sie die letale Chromosomenkombination erhalten hat.

Aber nicht nur die Letalität gewisser Chromosomenkombinationen trägt zum Beibehalten vom Status quo in der Natur bei. Die Geschlechtschromosomen enthalten auch Gene, die wenigstens bei den Lepidopteren die Entwicklungsgeschwindigkeit regulieren. Eine Folge hiervon ist, dass die beiden Geschlechter eines Bastards oft eine sehr verschiedene Entwicklungszeit bis zur Reife brauchen und überhaupt nicht mit einander kopulieren können. Dazu kommt noch, dass die Bastarde fast immer eine Neigung zeigen einen Teil der Falter ohne vorhergehende Überwinterung der Puppen zu ergeben. Dieser häufige Bivoltinismus verursacht erstens, dass die Bastarde nicht mit den univoltinistischen Eltern kopulieren können, und zweitens, dass auch wenn sie mit einander fruchtbar wären, ihre Nachkommen kaum Zeit finden die Entwicklung so weit zu bringen, dass sie das Überwinterungsstadium erreicht hätten. Demzufolge gehen sie zu Grunde. Diese Umstände tragen dazu bei die Kluft zwischen den Elternarten aufrechtzuerhalten.

Um die Bedeutung der die Entwicklungsgeschwindigkeit regulierenden Gene zu illustrieren möchte ich hier auf einen speziellen Fall näher eingehen. Es handelt sich um die reziproken Kreuzungen zwischen den nahe verwandten *Pygaera*-Arten *pigra* und *curtula*. Die Puppen dieser Arten überwintern und ergeben die Imagines im Frühjahr, wobei die *curtula*-Falter etwas früher als die *pigra*-Imagines erscheinen. Will man die Arten miteinander kreuzen, tut man also gut die *pigra*-Puppen etwa 8—10 Tage früher als die *curtula*-Puppen ins Zimmer zu bringen um ein gleichzeitiges Ausschlüpfen der Falter zu erzielen. Da das männliche Geschlecht hier das homogametische ist, so werden die Bastardmännchen in beiden Kreuzungen von demselben Typus sein und die $X$-Chromosomen beider Arten besitzen, also

$X_pX_c$ sein. Wenn nun die Gene, die die Entwicklung regulieren, ihren Sitz in den $X$-Chromosomen hätten, so müssten die Männchen der beiden Bastarde gleichzeitig ausschlüpfen, was selbstverständlich auch der Fall wäre, wenn die betreffenden Faktoren in den Autosomen lokalisiert wären. Die heterogametischen Weibchen fallen dagegen verschieden aus. Unter der Voraussetzung, dass die später fliegende Art *pigra* die die Entwicklung verzögernden Gene im $X$-Chromosom besitzt, müsste das Weibchen der Kreuzung *cu* ♀ × *pi* ♂ später ausschlüpfen als das Weibchen der reziproken Kreuzung *pi* ♀ × *cu* ♂. Jenes erhält nämlich von ihrem Vater das $X_p$-Chromosom mit den verzögernden Genen, dieses dagegen das $X_c$-Chromosom mit den beschleunigenden Genen, und demzufolge müssten sie einen bedeutenden Unterschied in bezug auf die Entwicklungszeit aufweisen. Dies ist nun tatsächlich der Fall, wie die untenstehenden Daten aus zwei verschiedenen Jahren deutlich zeigen.

| *pigra* ♀ × *curtula* ♂ <br> $X_p\ Y_p$   $X_c\ X_c$ | | | *curtula* ♀ × *pigra* ♂ <br> $X_c\ Y_c$   $X_p\ X_p$ | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Zeit des Ausschlüpfens der | ♂♂ $X_p\ X_c$ | ♀♀ $X_c\ Y_p$ | Zeit des Ausschlüpfens der | ♂♂ $X_p\ X_c$ | ♀♀ $X_p\ Y_c$ |
| 1908, 8—10. VI | — | 16 | 1908, 13—16. VI | 5 | — |
| 13—18. VI | 63 | — | 21—29. VI | — | 31 |
| 1908, 6—10. VI | — | 28 | | | |
| 13—17. VI | 57 | — | | | |
| 1923, 14—16. VI | — | 29 | 1923, 16—21. VI | 72 | — |
| 18—20. VI | 34 | — | 29. VI—5. VII | — | 33 |
| | | | 1923, 16—20. VI | 64 | — |
| | | | 28. VI—1. VII | — | 12 |
| | | | 1923, 18—21. VI | 28 | — |
| | | | 28. VI—1. VII | — | 6 |

Wie aus den angegebenen Daten ersichtlich ist, schlüpften die Männchen der beiden Kreuzungen sowohl 1908 als 1923 ganz gleichzeitig, und da es sich um recht individuenreiche Zuchten handelt, kann der Zufall kaum irgendwelche Rolle gespielt haben.

Vergleichen wir dagegen die Ausschlüpfezeit der Weibchen, so fällt der grosse Unterschied sofort auf. Die Weibchen mit dem *curtula* $X_c$-Chromosom schlüpften weit früher als die Männchen derselben Zucht, während die Weibchen mit dem *pigra* $X_p$-Chromosom erst weit später als ihre Brüder die Entwicklung beendigten. Im

Jahre 1908 betrug der Zeitunterschied 11—23 Tage, im Jahre 1923 12—21 Tage.

Da in den beiden Kreuzungen zygotische Sterilität der Bastarde vorliegt — ich habe von etlichen Tausenden von Eiern nur ein einziges $F_2$-Weibchen und ein Räupchen erhalten — so spielt die sehr verschiedene Flugzeit der beiden Geschlechter keine Rolle, denn auch bei gleichzeitiger Flugzeit wäre die Entwicklung einer $F_2$-Generation ausgeschlossen gewesen. Wenn die Bastarde fertil sind, kann dagegen die Verschiedenheit in der Entwicklungsgeschwindigkeit der beiden Geschlechter das Schicksal des Bastards entscheiden. Dies ist z. B. der Fall mit dem Bastard *porcellus* ♀ × *elpenor* ♂, indem hier alle Weibchen nach ganz kurzer Puppenruhe ausschlüpfen, wogegen die Männchen sich weit später entwickeln und in der Regel sogar im Puppenstadium überwintern. Hier werden also die Weibchen infolge ihrer beschleunigten Entwicklung eliminiert, da sie weder mit den $F_1$-Männchen noch mit den Männchen der Elternarten kopulieren können. Und da die Weibchen der reziproken Kreuzung die subletale Chromosomenkombination erhalten, so sind sie auch ausser Rechnung bei der Fortpflanzung des Bastards. Die Fortpflanzung fällt also, wie schon vorher auseinandergesetzt wurde, ganz auf die Männchen, und ist auch für diese mit weiteren Komplikationen verbunden.

Zum Schluss möchte ich noch die vor kurzem erschienene eingehende Untersuchung von Ju-Chi Li (1927) erwähnen, weil sie letale Wirkungen von Chromosomenkombinationen behandelt. Li untersuchte verschiedenartige Chromosomenaberrationen bei *Drosophila melanogaster* in der Absicht nachzuweisen, in welchen Entwicklungsstadien die Wirkung eines überzähligen Chromosoms oder Chromosomenstückes einsetzt und die Entwicklung hemmt oder von der normalen Bahn ablenkt. In der gleichen Weise wurde auch der Effekt eines fehlenden Chromosoms oder eines fehlenden Teiles desselben geprüft. Li meinte feststellen zu können, dass der schädliche Einfluss hauptsächlich in der verschiedenartigen Reaktion der larvalen und imaginalen Organe auf die Wirkung des veränderten Chromosomensatzes zum Ausdruck kommt und dass hierdurch die harmonische Entwicklung gestört und der normale Abschluss der Metamorphose gefährdet wird. Die primäre Ursache der Verzögerungen und Störungen der Entwicklung sucht Li also auch in einer Verschiebung der genischen Balance. Ist sie von erheblicher Art, so wirkt sie letal schon im Ei oder in der ganz jungen Raupe. Handelt es sich um ein kleines Chromosomenstück oder um das kleine vierte Chromosom, so ist die

Wirkung weniger katastrophal und die Imagines entwickeln sich, zeigen jedoch grössere oder kleinere Abnormitäten. Dieselbe Rolle, die die Chromosomenaberrationen für die von LI untersuchten *Drosophila*-Mutationen spielen, dieselbe Bedeutung haben die durch Bastardierungen hervorgerufenen verschiedenartigen Chromosomenkombinationen der Kreuzungsprodukte, sei es in bezug auf die Geschlechtschromosomen schon in der $F_1$-Generation, sei es in bezug auf die Tausende von Autosomenkombinationen in der $F_2$-Generation.

Die Absicht der obigen Auseinandersetzungen ist also gewesen zu zeigen, dass die jetzt lebenden Arten ein harmonisch arbeitendes System von Genen besitzen. Dieses ist offenbar durch eine während sehr langer Zeitperioden wirkende Selektion zustande gekommen. Wird diese seit Jahrtausenden bestehende Harmonie des Systems durch eine Bastardierung gestört, so werden dadurch die Voraussetzungen für einen erfolgreichen Kampf ums Dasein auch untergraben, und das Schicksal der neuen schlecht balancierten Genkombination ist damit entschieden. Sie kann den Kampf mit den alten gut balancierten Typen nicht aufnehmen. Artbastardierungen sind deshalb nicht nur von genetischem Interesse, sie können auch deszendenztheoretische Perspektive eröffnen und uns in gewissen Fällen erklären, weshalb die Artbastarde trotzdem sie fruchtbar sind, nicht neben den Elternarten bestehen können, und weshalb die Grenzen zwischen gewissen Arten so scharf und streng in der Natur aufrechterhalten werden.

## ZUSAMMENFASSUNG.

Die Kreuzung der Lepidopteren *Metopsilus porcellus* ♀ × *Chaerocampa elpenor* ♂ gibt sowohl Männchen als Weibchen, von denen diese sich nach kurzer Puppenruhe entwickeln, jene dagegen meistens erst nach der Überwinterung der Puppe erscheinen.

Die reziproke Kreuzung *elpenor* ♀ × *porcellus* ♂ ergibt dagegen lauter Falter von männlichem Geschlecht; die weiblichen Individuen sterben alle als Puppen. Die Ursache des Unvermögens der weiblichen Puppe die Metamorphose abzuschliessen liegt in der subletalen Wirkung der Kombination von einem *porcellus* $X$-Chromosom mit einem *elpenor* $Y$-Chromosom.

Durch verschiedene Rückkreuzungen des Bastard-Männchens $X_pX_e$ ist es möglich den Beweis zu bringen, dass es tatsächlich die Chromosomenkombination $X_pY_e$ ist, die das normale Durchführen der Metamorphose verhindert. Es entstehen der Erwartung gemäss

ungefähr gleich viele normale Weibchen $X_e Y_e$, wie weibliche Puppen $X_p Y_e$, die sich nicht zu verwandeln vermögen.

Ähnliche subletale Kombinationen von Geschlechtschromosomen kommen auch bei anderen Sphingiden-Bastarden vor. Sie betreffen immer das heterogametische, weibliche Geschlecht.

Bei anderen Bastarden wirken die subletalen Chromosomenkombinationen schon im Raupenstadium, so dass die Verwandlung der Raupe in die Puppe verhindert wird.

In anderen Bastarden ist die Wirkung wieder umgekehrt zeitlich verschoben und setzt erst bei der Eibildung ein, so dass das Bastard-Weibchen keine Eier bildet.

Die Versuche zeigen auch, dass die Wirkung nicht immer eine letale zu sein braucht, sie kann ausnahmsweise bloss in einer starken Verzögerung der Entwicklung bestehen, wodurch die Geschlechter zu sehr verschiedenen Zeiten als Falter erscheinen.

Die Ursachen der Verzögerungen und totalen Hemmungen der Entwicklung zahlreicher Artbastarde können vermutlich in schlecht balancierten, infolge der Kreuzung hervorgerufenen Chromosomenkombinationen gesucht werden.

Die reinen Arten besitzen ein harmonisch wirkendes System von Genen, das durch andauernde Selektion allmählich entstanden ist. Durch eine Kreuzung kann die Harmonie schon in den $F_1$-Tieren gestört werden, und wird es erst recht nach der Spaltung und bei der Neukombination in der $F_2$-Generation.

## ZITIERTE LITERATUR.

1. FEDERLEY, HARRY. 1911. Vererbungsstudien an der Lepidopterengattung *Pygaera*. Archiv Rassen- und Gesellschafts-Biol. Bd. 8, S. 281—338, Taf. 1—2.
2. — 1922. Über einen Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einer Artkreuzung. Hereditas, Bd. III, S. 125—146.
3. — 1923. Bilden Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität bei Speziesbastarden einen Dreibund? Ibid. Bd. IV, S. 161—170.
4. — 1927. Ist die Chromosomenkonjugation eine Conditio sine qua non für die Mendelspaltung? Ibid. Bd. IX (Festskrift för W. JOHANNSEN 19³/₂27), S. 391—404.
5. LENZ, F. 1928. Ein weiterer mendelnder Artbastard *Epicnaptera tremulifolia* × *ilicifolia*. Zeitschr. ind. Abst. Vererb.-lehre, Supplementband II, S. 984—986.
6. LI, JU-CHI. 1927. The Effect of Chromosome Aberrations on Development in *Drosophila melanogaster*. Genetics 12: 1—58.

7. SEILER, J. 1914. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Archiv f. Zellf. Bd. 13, S. 159—269, Taf. 5—7.

8. — 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. ind. Abst. Vererb.-lehre. Bd. 18, S. 81—92, Taf. 1.

9. STURTEVANT, A. H. 1920. Genetic Studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. Genetics 5: 488—500.

# DIE CHROMOSOMENZAHLEN VON DREI CIRCÆA-ARTEN

VON *ÅKE UDDLING*
LUND

IN der Familie *Oenotheraceæ* kennt man bis jetzt die Chromosomenzahlen einer Anzahl von Arten, die 9 Gattungen angehören. Die niedrigsten gefundenen Zahlen in diesen Gattungen sind 7 bei *Oenothera*, 7 bei *Eucharidium*, 7 (und 9) bei *Godetia*, 8 bei *Jussieua*, 9 bei *Clarkia*, 11 bei *Lopezia*, 11 (und 14) bei *Fuchsia*, 18 bei *Epilobium* und 18 bei *Chamænerion* (TISCHLER 1926, SCHWEMMLE 1926, SINOTÔ 1928).

Die folgende Mitteilung enthält die Ergebnisse einer Untersuchung über die Chromosomenzahl in somatischen Zellen von drei *Circæa*-Arten, und zwar *C. lutetiana* L., *C. alpina* L. und *C. intermedia* ERH., nebst einigen Beobachtungen über die Form der Chromosomen.

Wurzelspitzen von wildwachsenden Pflanzen dieser Arten wurden in NAWASCHINS Fixiermittel (10 Teile 1 % Chromsäurelösung, 4 Teile 40 % Formalin, 1 Teil Eisessig) fixiert, das sich für dieses Material als sehr geeignet erwies. Die Schnitte wurden mit HEIDENHAINS Eisen-Hämatoxylin gefärbt.

Für alle drei Arten habe ich die diploide Chromosomenzahl 22 gefunden (Fig. 1—5). Meine Beobachtungen sind an einer ziemlich grossen Anzahl Kernplatten gemacht, von denen manche ausserordentlich gut gewesen sind. Von jeder Art habe ich mehrere Individuen untersucht. Die haploide Chromosomenzahl dürfte also 11 sein. Diese Zahl ist unter den Oenotheraceen, wie oben erwähnt worden ist, bei mehreren *Fuchsia*-Arten (WARTH 1925) und bei *Lopezia coronata* (TÄCKHOLM 1914) angetroffen worden.

Die Chromosomen von *Circæa lutetiana* sind in der Metaphase ziemlich kurz (Fig. 1 u. 2). Ihre Form variiert von fast gerade bis winkelförmig, was teils auf ihre verschiedene Lage im Verhältnis zu dem Beobachter zurückzuführen ist und teils von dem Teilungsstadium abhängt. In der vorgeschrittenen Metaphase kann man bei der Mehrzahl der Chromosomen ziemlich deutlich die kinetische Querspalte sehen, d. h. die Stelle, wo die »Spindelfaser» an das Chromosom

befestigt wird (DELAUNAY 1929). Diese Querspalte befindet sich in der Mitte des Chromosoms oder in der Nähe davon. In einer Platte in früher Metaphase, wo der Nucleolus noch zu sehen war, habe ich an 2 Chromosomen eine sehr markierte Einschnürung beobachtet (Fig. 2). Solche Einschnürungen habe ich doch in keiner anderen Kernplatte von *C. lutetiana* wiederfinden können.

Die Chromosomen von *Circœa alpina* sind auch ziemlich kurz und mehr oder weniger gebogen (Fig. 3 u. 4). Sie scheinen doch etwas länger und dünner als diejenigen der vorigen Art zu sein. Kinetische Querspalten sind bei ihnen oft gut zu sehen. Zwei von den Chromosomen zeichnen sich ausserdem durch eine sehr hervortretende Einschnürung aus, wodurch sie in zwei ungleichgrosse Segmente geteilt werden. In sehr entfärbten Schnitten können die beiden Segmente




Somatische Metaphasen aus Wurzelspitzen von 1—2 *Circœa lutetiana*, 3—4 *C. alpina*, 5 *C. intermedia*. (× 2050).

sogar ganz getrennt erscheinen, so dass man beim ersten Anblick zwei selbständige Chromosomen zu sehen glaubt.

Verschiedene Arten von Einschnürungen oder Querspaltungen bei Chromosomen sind kürzlich teils von DELAUNAY und teils von KUHN zusammenfassend behandelt worden (DELAUNAY 1929, KUHN 1928) Bei diesen Verfassern findet man auch eine Zusammenstellung und Diskussion der wichtigsten hierher gehörenden Literatur.

Die Einschnürungen, die ich in den beiden *Circœa alpina*-Chromosomen beobachtet habe, scheinen von der Art zu sein, die in der Literatur gewöhnlich »secondary constrictions» genannt werden und für die DELAUNAY die Bezeichnung »akinetische Einschnürungen» vorgeschlagen hat. Sie werden in vorliegendem Falle durch folgende Merkmale charakterisiert. Die beiden Segmente werden durch eine Einschnürung oder Querspalte in dem Chromosom getrennt. Das kleinere Segment kann also nicht gern als ein Anhang bezeichnet werden und der Zusammenhang zwischen den beiden Teilen ist nie als ein distinkter Faden zu sehen. Hierdurch unterscheiden sie sich von

Trabanten. Oft sind die fraglichen Chromosomen stark gebogen und zeigen dann an der Umbiegungsstelle eine kinetische Querspalte, so dass sie an zwei Stellen eingeschnürt sind. In einigen Kernplatten liegt das kleinere Segment ganz in der Peripherie der Platte, das grössere Segment dagegen nach dem Zentrum gerichtet, was auch dafür spricht, dass die beiden Stücke nicht durch eine kinetische Querspalte getrennt sind (Fig. 4). — Akinetische Einschnürungen sind unter den Oenotheraceen auch von *Godetia* bekannt (CHITTENDEN 1928).

Die Chromosomen von *Circæa intermedia* erinnern an die von *C. alpina*. Doch habe ich bei *C. intermedia* keine akinetischen Einschnürungen finden können. Dies ist insofern bemerkenswert, als diese Art von manchen Floristen als ein Bastard von *C. lutetiana* × *alpina* aufgefasst wird. Man sollte dann erwarten, eines der beiden eingeschnürten Chromosomen von *C. alpina* in den *C. intermedia*-Platten zu finden. Dies ist mir indessen nicht gelungen. Die zytologische Untersuchung spricht also gegen die Bastard-Natur von *C. intermedia*.

Lund, Botanisches Laboratorium, März 1929.

## ZITIERTE LITERATUR.

1. CHITTENDEN, R. J. 1928. Notes on Species crossed in *Primula*, *Godetia*, *Nemophila*, and *Phacelia*. Journ. of Genetics 19.
2. DELAUNAY, L. N. 1929. Kern und Art. Typische Chromosomenformen. Planta 7.
3. KUHN, E. 1928. Zur Zytologie von *Thalictrum*. Jahrb. f. wiss. Bot. 68.
4. SCHWEMMLE, J. 1926. Die Reduktionsteilung von *Eucharidium concinnum*. Jahrb. f. wiss. Bot. 65.
5. SINOTÔ, Y. 1928. Pollen Development of *Jussieua repens*, L. Proceed. of the Imper. Acad., Tokyo. 4.
6. TÄCKHOLM, G. 1914. Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von *Lopezia coronata* ANDR. Sv. Bot. Tidskr. 8.
7. TISCHLER, G. 1926. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Tabulæ Biologicæ. 4.
8. WARTH, G. 1925. Zytologische, histologische und stammesgeschichtliche Fragen aus der Gattung *Fuchsia*. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb. 38.

# CASES OF PARTIAL STERILITY IN CROSSES WITHIN A LINNEAN SPECIES

BY *ARNE MÜNTZING*
HILLESHÖG, LANDSKRONA, SWEDEN

(Preliminary report)

## INTRODUCTION.

IN the course of a genetical investigation of the genus *Galeopsis*, special attention has been paid to the nature and inheritance of partial sterility. For the first time sterility was observed in 1926 in the progeny of spontaneous hybrids between *G. Tetrahit* L. and *bifida* BOENN. Then partial sterility was observed in $F_1$ of several artificial species crosses within the genus, and further studied in the following generations.

But also in certain crosses between pure lines belonging to the same species the $F_1$-generations have shown partial sterility. Hitherto such cases have been found only in crosses within *G. Tetrahit*. The first case was observed in 1926, and has been studied as far as $F_3$. Last summer five new cases were met with.

A full account of the nature and inheritance of partial sterility in inter- and intraspecific crosses will be given later on in connection with a general survey of the genetics of the genus. In this paper only the results hitherto obtained concerning *intra*specific sterility are given.

Pollen grains of a partially sterile plant are morphologically of two different kinds: 1) sterile, dead and empty grains, 2) good grains, filled with reserve nutriment. Grains of the first kind may be recognized even in dry condition, but more clearly if the pollen is laid into water or glycerine. In these media the good grains immediately swell up and get spherical in contrast to the sterile grains which remain barshaped or irregular in form. Classification into these two types does not give any trouble, and in most cases it has been carried out by persons without knowledge of the purpose of the investigations.

Since in 1926 partial pollen sterility had been observed in the species crosses, the pollen of the constant pure lines grown this year was also investigated. Without exception, 95—100 per cent of the pollen was morphologically good. In the same year several $F_1$-genera-

tions from line crosses within *G. Tetrahit* and *bifida* were also tested as to their fertility. As might be expected these $F_1$-generations proved to be quite fertile but with one exception: $F_1$ of the cross T—B×T—X[1] showed a very marked decrease in fertility. Through the ensuing $F_2$- and $F_3$-analysis it became evident that this was not due to modificatory influences. Moreover, the cross was repeated in 1927, and a new $F_1$ raised in 1928. This showed the same partial sterility. The particulars were the following.

## THE CROSS T—B×T—X.

a) *The parent lines.* The parent lines were collected in Rörum and in Vitaby in the eastern part of the province of Skåne. Both are typical *Tetrahit* types which in culture have proved to be quite constant and uniform. Both lines have white flowers of exactly the same type, owing to the presence of an inhibiting factor *H*. (Known from crosses with other lines, results unpublished.) Originally the cross was made in order to test if the parent lines had complementary factors for red flower colour. — In this case the line differences were exclusively quantitative, and chiefly concerning height, leaf shape and earliness. T—B is tall and late, its leaves characterized by a broad base. T—X on the contrary, is relatively low, early and with narrow leaf base. Moreover, T—B compared with T—A, is characterized by bad germination energy under the circumstances given.

b) *The $F_1$-generation.* Though the $F_1$-generation consisted of only two individuals, it was obviously intermediate between the parents in respect of the quantitative differences. As to height, however, there seemed to be dominance or prevalence for the taller parent line T—B. The flower was of the same type as that of the parents. From the point of view of factorial analysis of the flower colours, this $F_1$-generation thus proved to be uninteresting.

An investigation of the pollen of the two $F_1$-plants, however, proved them to be partially sterile. The per cent of good pollen grains was calculated repeatedly with the following result (table 1).

As these investigations were made with an interval of one or more days between each test, it is absolutely certain that these two plants were partially pollen sterile, almost half of the pollen being aborted. In contrast to this, the parent lines, growing close by the $F_1$-generation and under the same conditions, as well as all other pure lines investi-

---

[1] The pure lines of *G. Tetrahit* are indicated T—A, T—B, T—C etc.

TABLE 1. *Pollen fertility in $F_1$ of the cross $T-B \times T-X$.*

| | Number of good pollen grains | Number of sterile pollen grains | Per cent of good pollen |
|---|---|---|---|
| $F_1$, plant 1 | | | |
| 1 counting .............................. | 95 | 81 | 54 |
| 2 » .............................. | 150 | 114 | 57 |
| 3 » .............................. | 275 | 240 | 53 |
| 4 » .............................. | 279 | 271 | 51 |
| 5 » .............................. | 290 | 268 | 52 |
| 6 » .............................. | 1393 | 1103 | 56 |
| 7 » .............................. | 318 | 206 | 61 |
| Total | 2800 | 2283 | M = 55 |
| $F_1$, plant 2 | | | |
| 1 counting .............................. | 360 | 335 | 52 |
| 2 » .............................. | 119 | 62 | 66 |
| 3 » .............................. | 320 | 204 | 61 |
| 4 » .............................. | 617 | 463 | 57 |
| Total | 1416 | 1064 | M = 57 |

gated, proved to be quite pollen fertile. The line T—B, however, on account of bad germination was only represented by three individuals. Out of T—X twenty individuals were examined. All T—B and T—X plants had an average of 95—100 per cent of good pollen grains.

c) *The $F_2$-generation.* In 1927 an $F_2$-generation consisting of 217 individuals was raised. Segregation was evident for earliness, height and leaf shape. On the 29th of July, T—X had almost ceased flowering, and all individuals carried mature seeds. Among 30 T—B individuals 10 had just begun flowering, the rest had only buds. Among the $F_2$-plants all stages of earliness were represented. On an average $F_2$ was to be regarded as intermediate between the parents, but no doubt segregation in earliness occurred, some individuals reaching the extremes represented by the parents. As to height the same thing was repeated. At the end of the vegetation period, when all plants had reached their maximum height, measurements were undertaken. The results are given in table 2. As for leaf shape segregation was evident, but no measurements were made.

*Fertility in $F_2$.* The pollen fertility of all 217 $F_2$-plants was investigated, and the percentage of apparently good grains calculated. The individual percentage value was based upon classification of a total of

TABLE 2. *Height variation in the cross T—B × T—X.*

| | 40—45 | 45—50 | 50—55 | 55—60 | 60—65 | 65—70 | 70—75 | 75—80 | 80—85 | 85—90 | 90—95 | 95—100cm. | n | M ± m | v |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| T—X | 4 | 6 | 13 | 13 | 7 | 2 | | | | | | | 45 | 54,60 ± 0,96 | 11,9 |
| T—B | | | | | | | | | 5 | 11 | 5 | 5 | 26 | 89,45 ± 1,01 | 5,7 |
| $F_2$ ... | 1 | — | 11 | 18 | 40 | 42 | 43 | 11 | 7 | 2 | | | 175 | 66,93 ± 0,58 | 11,5 |

at least 200 pollen grains from 3 different flowers. At first the pollen from each flower was studied separately, but as different flowers of the same plant always proved to have about the same percentage of good grains, this precaution was considered superfluous. If $n$ is $= 200$, the standard errors for the distributions 10 : 90, 20 : 80, 30 : 70, 40 : 60 and 50 : 50 are 2,12, 2,83, 3,24, 3,46 and 3,54 per cent respectively. On account of this, the plant means were grouped in classes with a class width $= 5$ per cent.

The distribution of the variates was as follows (table 3). As to 52 individuals it was afterwards found out that the classification had not been made with sufficient accuracy. Therefore these values are somewhat doubtful.

TABLE 3. *Pollen fertility in $F_2$ of the cross T—B × T—X.*

| | 40—45 | 45—50 | 50—55 | 55—60 | 60—65 | 65—70 | 70—75 | 75—80 | 80—85 | 85—90 | 90—95 | 95—100 % | n | $M_{total}$ | $M_{sterile}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $F_2$, progeny 1 | 1 | 3 | 5 | 10 | 10 | 3 | 1 | 6 | 4 | 6 | 25 | 13 | 87 | 78,4 | 66,2 |
| $F_2$, progeny 2 | | 2 | 1 | 10 | 7 | 11 | 2 | 4 | 4 | 7 | 23 | 49 | 130 | 85,0 | 68,3 |
| $F_2$, total | 1 | 5 | 6 | 20 | 27 | 14 | 3 | 10 | 8 | 13 | 48 | 62 | 217 | 81,8 | 67,0 |
| $F_2$, total, corrected..... | 1 | 5 | 6 | 20 | 17 | 14 | 3 | 3 | 4 | 7 | 17 | 58 | 155 | 79,8 | 64,3 |

One fact, however, is at once evident: In $F_2$ the distribution of the plant means is not continuous. On the contrary, the variates are grouped around two maxima, one at full fertility, one of the degree of sterility, that is characteristic of the $F_1$-generation. The fertility curve is obviously two-pointed (fig. 1).

The actual distribution is represented more correctly by series no. 2 ($n = 155$) than by the first series ($n = 217$). The exclusion of the 52 somewhat doubtful values, however, has probably struck the

actually high percentage values more than the low ones and therefore the number of fertile individuals in series 2 is somewhat too low.

From reasons to be given later on, plants with a percentage of good pollen grains from 100 to 90 may be regarded as fully fertile.

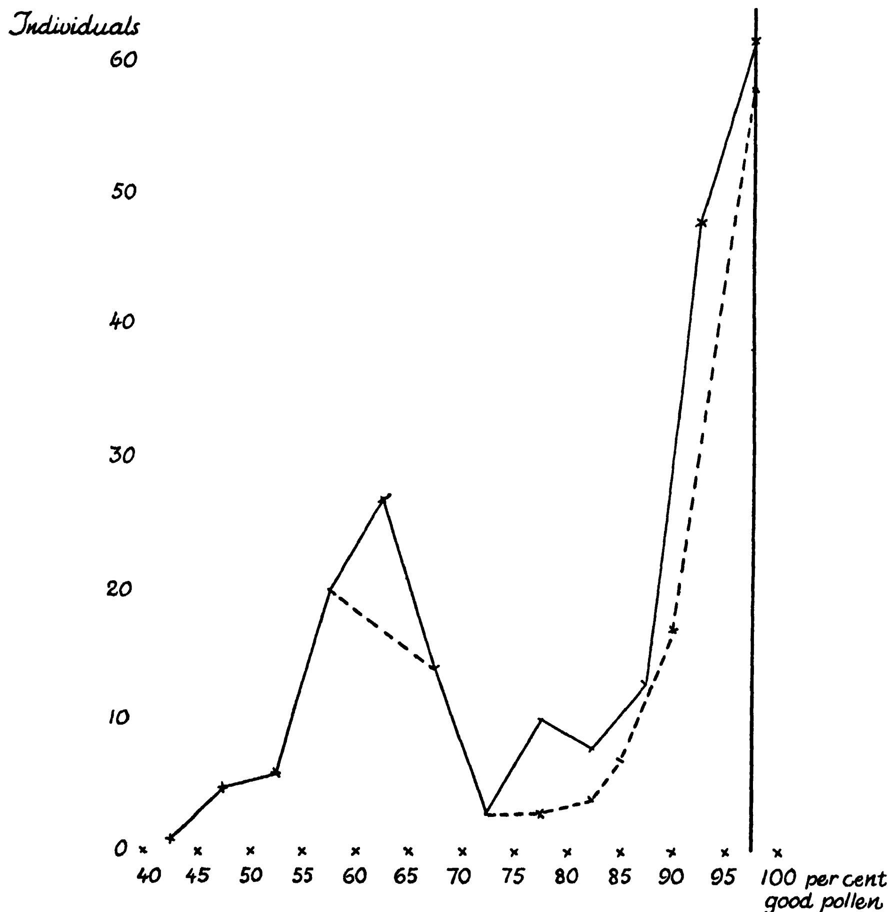



Fig. 1. ——— = $F_2$, series 1, $n = 217$. - - - - - = $F_2$, series 2 (corrected), $n = 155$.

In the first series 50,7 per cent of the plants belong to this class. For the corrected series the corresponding value is 48,4 per cent. Thus *in $F_2$ about half of the plants are fully fertile, half are partially sterile* with a somewhat variable percentage. It is to be noted that to a rather high degree, this variation may depend on the standard error of the plant mean. For the distribution 50 : 50 and for $n = 200$ $m_M$ is $= 3{,}51$

per cent. In this case the space — 3 m to + 3 m includes more than 20 per cent.

d) *The $F_3$-generation.* The $F_2$-results might be explained by help of several hypothesis. In order to decide between these and to further elucidate the case the analysis was extended to an $F_3$-generation. Above all it seemed important to investigate if all partially sterile $F_2$-plants were isogeneous with regard to the factors causing sterility.

Five $F_3$-families were raised from self-fertilized $F_2$-plants. One of the mother plants was fully fertile, the four others were partially sterile with a fertility percentage of 47, 57, 66, and 85 respectively. With regard to the degree of partial sterility these plants represented two extreme values and two intermediate ones. Therefore, the analysis of their progeny should settle the question whether the differences were genotypical or only modificatory. In the latter case there should be no essential difference between these progenies. The following result was obtained (table 4).

TABLE 4. *Pollen fertility in $F_3$ of the cross $T-B \times T-X$.*

| Fertility percentage of the mother plant | Distribution of the $F_3$-variates: 45—50 | 50—55 | 55—60 | 60—65 | 65—70 | 70—75 | 75—80 | 80—85 | 85—90 | 90—95 | 95—100 % | n | $M_{total}$ | $M_{sterile}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1) 47 ...... | 1 | — | 3 | 11 | 10 | 11 | 3 | — | — | 3 | 51 | 103 | 76,7 | 66,6 |
| 2) 57 ...... | 1 | — | 4 | 6 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 4 | 27 | 51 | 85,7 | 70,5 |
| 3) 66 ...... | 1 | 2 | 5 | 7 | 4 | 3 | — | 1 | — | 1 | 50 | 74 | 85,7 | 63,1 |
| 4) 85 ...... | | | 2 | 10 | 9 | 6 | 2 | — | — | 2 | 46 | 78 | 86,7 | 66,8 |
| 5) 97 ...... | | | | | | | | | | | 48 | 48 | 95 | — |

The progeny from the fertile $F_2$-plant, consisting of 48 individuals, showed full fertility without exception. The progenies from the partially sterile $F_2$-plants were composed, partly of semi-sterile, partly of fully fertile plants. Most likely these $F_3$-families are of essentially the same kind, and they all show the same characteristic two-pointedness as the $F_2$-curve. It is true, the progeny no. 1 has a somewhat lower mean than the other three, but the difference is probably not significant. (As the curve is two-pointed $m_M$ cannot be calculated). For comparison it may be pointed out, that the two $F_2$-families (table 3) had the means 78,4 and 85,0 ($n = 87$ and 130 respectively), thus showing a difference of about 7 per cent, though in this case, the mother plants were quite isogeneous. Moreover, in tables 3 and 4 the means of the partially sterile individuals in each progeny has been calculated

(»$M_{sterile}$«), giving values which are closely similar considering the relatively low number of individuals.




Fig. 2. ——— = $F_2$, series 1 ($n = 217$). - - - - = $F_2$, series 2 ($n = 155$). ——— = $F_3$, family 1—4. —·—·— = $F_3$, total.

In fig. 2 the fertility curves of the four $F_3$-families in question are compared with the fertility curve of the $F_2$-generation. Each curve

represents the distribution calculated on a total = 100. The classes have been brought together to double classes with w = 10 per cent. A »mean» curve for $F_3$ has been drawn after summation of the values of the four families, and reduction of the figures to a total = 100. The numerical values, represented by the curves, are found in table 5. Considering the difficulties and sources of error with which investigations of this kind are connected, the agreement between the $F_2$- and $F_3$-curves must be regarded as very good. The two-pointedness is everywhere marked and indisputable, and the maxima coincide. The $F_2$-curve as compared with $F_3$ shows some displacement to the sterile side, but this difference is unsignificant. Perhaps it is due to the fact that $F_2$ and $F_3$ were cultivated in different years and in different experimental fields.

TABLE 5. *Pollen fertility in $F_2$ and $F_3$ of the cross $T-B \times T-X$. Distribution of the variates calculated on a total = 100.*

| | 40 — 50 | 50 — 60 | 60 — 70 | 70 — 80 | 80 — 90 | 90 — 100 % | $n_{absolute}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $F_2$, total | 2,8 | 12,0 | 18,9 | 6,0 | 9,7 | 50,7 | 227 |
| », corrected | 3,9 | 16,8 | 20,0 | 3,9 | 7,1 | 48,4 | 155 |
| $F_3$, family 1 | 1,1 | 3,2 | 22,5 | 13,1 | 0,0 | 58,1 | 93 |
| », » 2 | 2,0 | 7,8 | 13,7 | 5,9 | 9,8 | 60,8 | 51 |
| », » 3 | 1,4 | 9,5 | 14,9 | 4,1 | 1,4 | 68,9 | 74 |
| », » 4 | 0,0 | 2,6 | 24,4 | 10,3 | 0,0 | 62,8 | 85 |
| », total | 1,0 | 5,4 | 19,6 | 9,5 | 2,0 | 62,5 | 296 |

The sterile maximum of the $F_2$-curve lies at about 65 per cent. The two $F_1$-plants grown in 1926 had 55 and 57 per cent good pollen respectively. In 1928 one more $F_1$-plant was in culture. The corresponding value of this plant was 67 per cent (based on examination of about 600 grains in all). Thus there is good reason for assuming that the sterility maximum of the $F_2$-curve coincides with the sterility percentage of the $F_1$-generation. Moreover, partially sterile $F_2$-plants, the percentage of which varied between 47 and 85, in $F_3$ gave sterility maxima at the same place (table 4).

These facts make the following working hypothesis very plausible: *In this cross all partially sterile plants of any generation are isogeneous as to the genes causing partial pollen sterility.*

This case consequently is analogous to the semi-sterility of certain *Stizolobium*-crosses, described by BELLING (1914). This semi-sterility

is formally explained by BELLING in the following manner. The one parent line is *AAbb*, the other *aaBB* and $F_1$ consequently *AaBb*. Among the gametes of the $F_1$-generation only those representing the parental types *Ab* and *aB* are viable. *AB* and *ab* on the contrary represent lethal combinations and cause the death of half of the gametes. Consequently 50 per cent of the pollen grains and 50 per cent of the embryosacs are not functional. Thus the theory assumes: 1) Haplontic [1] sterility, — the gametes, or more correctly the gametophytes, the gones (RENNER 1924), die on account of their inherent constitution, and are not killed by the mother plant. 2) The sterility strikes male and female gones to an equal degree. —

Concerning the latter point the *Galeopsis*-material has also been subject to some investigation. If half of the eggs are sterile this should be evident through a decrease in seed production. This proved to be the case. Each *Galeopsis*-flower produces a maximum of 4 seeds, but on an average the number is lower (table 6). Thus, even in quite fertile pure lines the seed production is lower than what is theoretically possible. Probably this is caused by competition during the food supply of the seeds. Young seeds that are favoured in this respect, will check the development of the others at an earlier or later stage.

The number of seeds per calyx was examined, partly in some pure lines, among them also the parent line T – B, partly in the $F_3$-family no. 1. In this family the seed production of partially sterile plants was compared with that of the fertile plants. Each plant mean was based on an examination of about 15 calyces. The following result was obtained (table 6).

Obviously, partially pollen-sterile $F_3$-plants have a lower seed production than fully fertile plants of the same generation ($D = 0{,}73 \pm 0{,}09$; $D/m_D = 8{,}1$), and these latter plants are just as fertile as the plants belonging to the pure lines of *G. Tetrahit* and *bifida*.

It would perhaps seem natural if the sterile plants were giving only half as much seed as the fertile ones. That this is not the case can be explained as follows. On account of the female sterility the physiological competition will be lessened, and consequently a relatively higher number of seeds reach full development. The mean value for the partially sterile $F_3$-plants is $2{,}20 \pm 0{,}06$ seeds per calyx. According to this, somewhat more than half of the eggs should be fertile. This,

[1] From reasons to be given in a later publication the more adequate terms *haplontic* and *diplontic* sterility should substitute the old expressions »gametic» and »zygotic» sterility.

however, probably depends on an error at the counting. According to the theory each calyx contains 0—4 viable embryosacs capable of development. There is a correlation between the development of the seeds and that of the surrounding calyx. When the fruits are ripe the calyx is larger than during the flowering period. Calyces with all the eggs aborted will not increase in size; such calyces will be difficult or impossible to separate from calyces where the flower has newly fallen, and the fruit development has not yet begun. At the counting only fully developed calyces admitting a sure determination of the number of seeds were investigated. Therefore calyces with all the four eggs aborted have been unconsciously selected away. Consequently the resulting means will be somewhat too high.

Another possible cause of the decrease in seed production in the partially sterile individuals would be insufficient pollination and failing fertilization on account of the bad quality of the pollen. This, however, is not very probable. The plants in question are all sure self-pollinators, and therefore a rather abundant pollen quantity is automatically placed on the own stigma. As

TABLE 6. *Seed production in fertile and partially sterile plants.*

| | Number of seeds per calyx | | | | | | | | | | | | | | | n | M ± m | Pollen fertility |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1,1—1,3 | 1,3—1,5 | 1,5—1,7 | 1,7—1,9 | 1,9—2,1 | 2,1—2,3 | 2,3—2,5 | 2,5—2,7 | 2,7—2,9 | 2,9—3,1 | 3,1—3,3 | 3,3—3,5 | 3,5—3,7 | 3,7—3,9 | 3,9—4,0 | | | |
| T — B | | | | | | | 1 | — | 5 | 11 | 5 | 8 | | | | 30 | 3,09 ± 0,05 | 95–100 % |
| T — D | | | | | | | | 2 | 3 | 4 | 1 | 1 | 1 | | | 12 | 2,98 | » » |
| B — E | | | | | 1 | — | — | 2 | 3 | 3 | 1 | | | | | 10 | 2,78 | » » |
| T — D × T — A, $F_1$ | | | | | | | | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | | | | 9 | 2,87 | 93,6 » |
| » × T — C, » | | | | | 2 | 3 | 1 | 2 | 2 | 1 | | | | | | 11 | 2,33 | 78,5 » |
| T — B × T — C, » | 1 | 2 | — | — | 2 | 1 | | | | | | | | | | 6 | 1,70 | 55,0 » |
| » × T — X, » | | | | | 1 | | | | | | | | | | | 1 | 2,00 | 60,9 » |
| » × » , $F_2$ semi-sterile plants | | 1 | 2 | 5 | 7 | 12 | 4 | 3 | 1 | 1 | 2 | | | | | 38 | 2,20 ± 0,06 | 66,6 » |
| T — B × T — X, $F_2$, fertile plants | | | | | | 2 | 3 | 8 | 4 | 9 | 5 | 5 | 1 | | 1 | 38 | 2,93 ± 0,06 | 95–100 » |

only four eggs are to be fertilized, there will probably always be an excess of morphologically good pollen grains. That the morphologically good pollen grains are also quite functional is very probable judging from the following test.

In 1926 comparative *germination experiments* were made with pollen from $F_1$ and both parent lines. The best substrate for germination proved to be a mixture of 14 per cent sugar solution, agar and yeast, according to BRINK's method (BRINK 1927). The following result was obtained (table 7). The germination per cent was calculated after 24 hours. The conditions were the same for parent lines and $F_1$. In the parent lines practically all pollen grains germinate regularly and rapidly. In $F_1$ about 50 per cent, that is most of the morphologically

TABLE 7. *Pollen germination tests.*

| | | Number of pollen grains | Germination per cent | Per cent morphologically good grains |
|---|---|---|---|---|
| 1926 | T — B | 407 | 93 | 95 —100 |
| | T — B × T — X, $F_1$ | 1229 | 49 | 56 |
| | T — X | 81 | 98 | 95—100 |
| 1928 | T — X | About 200 | 91 | 99 |
| | T — A × T — X, $F_1$ | 272 | 72 | 78 |
| | T — A | About 200 | 90 | 99 |
| | T — A × T — C, $F_1$ | 237 | 70 | 81 |
| | T — C | About 200 | 87 | 100 |

good pollen, is capable of germination. In no single case a pollen grain classified as morphologically bad has proved to be germinative. Among the »good» grains not all are physiologically equivalent. But in this experiment — in contrast to germination tests with pollen from species hybrids — only a relatively small proportion of the good grains was »inactive». The great majority of them showed the same germination energy as the parents.

The observations on the partial sterility in the cross T — B × T — X are in favour of BELLING's explanation. About half of the gametophytes, probably female as well as male ones, are not functional. As for the egg sterility this must be subject to a closer embryological investigation.

In the partially sterile plants somewhat *more* than 50 per cent of the pollen is apparently good, but that does not seriously interfere

with the theory. The lethal combinations may result, partly in both morphologically and physiologically bad grains, partly in apparently perfect but non-functional grains. The size of this latter category surely varies owing to modificatory influences. On account of this, semi-sterile individuals may have a pollen percentage varying within rather wide limits. According to the theory, partially sterile plants in the following generation should give segregation in 50 per cent fertile and 50 per cent semi-sterile. In $F_2$ the relation was 110 fertile : 107 sterile and in $F_3$ 185 fertile : 111 sterile. Thus in $F_3$ there was an excess of fertile plants. At present it is not sure, how this fact is to be explained. As one $F_2$-plant, having 85 per cent good pollen grains, proved to be typically semi-sterile to judge from its progeny, it is possible that in rare cases genotypically semi-sterile plants may exhibit a pollen percentage reaching the 90 per cent limit. Only by help of pollen germination tests it may be possible to reveal such plants as being semi-sterile. This possibly explains the excess of fertile plants in $F_3$.

## NEW CASES OF INTRASPECIFIC STERILITY.

In 1928 several new cases of partial sterility in line crosses within *G. Tetrahit* were discovered. On account of this, all available $F_1$-generations of line crosses and their parent lines, were investigated as to the quality of their pollen. The fertility values for all hitherto investigated $F_1$-generations within *G. Tetrahit* are found in table 8.

14 cross combinations of 20 have resulted in quite fertile $F_1$-generations with pollen percentages higher than 90. The remaining 6 combinations are in $F_1$ partially sterile (reciprocal crosses giving the same result). The already described cross, T—B $\times$ T—X, and 5 new cases belong to this latter category. Among these the combinations T—B $\times$ T—C (M = 55,0) and T—B $\times$ T—F (M = 62,5) seem to belong to the same type as the case first described, T—B $\times$ T—X. This is very probable at least concerning T—B $\times$ T—C. Three other $F_1$-generations have a degree of fertility of about 75 per cent: T—C $\times$ T—D (M = 78,5), T—A $\times$ T—X (M = 76,1) and T—A $\times$ T—C (M = 73,5).

*In these $F_1$-generations about one quarter of the pollen is sterile.* This cannot depend on modificatory influences, as all the parent lines grown under the same conditions have proved to be quite fertile. In the six partially sterile $F_1$-generations, the following pure lines are involved: T—A, T—B, T—C, T—D, T—F and T—X. All those lines

TABLE 8. *Pollen fertility in $F_1$ of different line crosses within G. Tetrahit L.*

| Cross-combination | 35—40 % | 40—45 % | 45—50 % | 50—55 % | 55—60 % | 60—65 % | 65—70 % | 70—75 % | 75—80 % | 80—85 % | 85—90 % | 90—95 % | 95—100 % | n | M | Degree of fertility in $F_1$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| T—A×T—B | | | | | | | | | | | | 1 | 4 | 5 | 96,5 | Full fertility |
| » ×T—C | | | | | | | 1 | 3 | — | 1 | | | | 5 | 73,5 | Quarter-sterility |
| » ×T—D | | | | | | | | | | | 1 | 5 | 3 | 9 | 93,6 | Full fertility |
| » ×T—E | | | | | | | | | | | | 3 | 3 | 6 | 95,0 | » » |
| » ×T—X | | | | | | | 1 | — | 5 | | | | | 6 | 76,1 | Quarter-sterility |
| T—B×T—C | 1 | — | — | 1 | 3 | 1 | | | | | | | | 6 | 55,0 | Semi-sterility |
| » ×T—D | | | | | | | | | | | | | 14 | 14 | 97,5 | Full fertility |
| » ×T—E | | | | | | | | | | | | 1 | | 1 | 92,5 | » » (?) |
| » ×T—F | | | | | | 1 | | | | | | | | 1 | 62,5 | Semi-sterility (?) |
| » ×T—G | | | | | | | | | | | | 2 | 1 | 3 | 94,2 | Full fertility |
| » ×T—X | | | | | 2 | — | 1 | | | | | | | 3 | 60,9 | Semi-sterility |
| T—C×T—D | | | | | | 1 | 2 | — | 2 | 2 | 2 | 1 | | 10 | 78,5 | Quarter-sterility |
| » ×T—F | | | | | | | | | | | 1 | — | 1 | 2 | 92,5 | Full fertility (?) |
| T—D×T—E | | | | | | | | | | | 1 | 7 | 2 | 10 | 93,0 | » » |
| » ×T—F | | | | | | | | | | | | 2 | 3 | 5 | 95,5 | » » |
| » ×T—G | | | | | | | | | | | | | 2 | 2 | 97,5 | » » |
| T—E×T—G | | | | | | | | | | | | 1 | 1 | 2 | 95,0 | » » |
| » ×T—X | | | | | | | | | | | | 5 | 3 | 8 | 94,4 | » » |
| T—X×T—H | | | | | | | | | | | 1 | 2 | 6 | 9 | 95,3 | » » |
| » ×T—N | | | | | | | | | | | | | 2 | 2 | 97,5 | » » |

(and also T—E) were investigated at the same time and in the same way as the $F_1$-generations. The result is seen in table 9.

TABLE 9. *Pollen fertility in different pure lines of G. Tetrahit.*

| Line | 85—90—95—100 % | | | n | M |
|---|---|---|---|---|---|
| T — A ......... | | 9 | 1 | 10 | 93,0 % |
| T — B ......... | 1 | 2 | 4 | 7 | 94,7 » |
| T — C ......... | | 2 | 8 | 10 | 96,5 » |
| T — D ......... | | | 4 | 4 | 97,5 » |
| T — F ......... | 1 | 1 | 7 | 9 | 95,9 » |
| T — X ......... | | 4 | 7 | 11 | 95,7 » |
| T — E ......... | | | 10 | 10 | 97,5 » |

TABLE 10. *Modificatory pollen sterility in T—B.*

| | Per cent good pollen grains |
|---|---|
| 1 counting | 86 |
| 2 » | 91 |
| 3 » | 95—100 |
| 4 » | 79 |
| 5 » | 95—100 |
| 6 » | 83 |
| 7 » | 95—100 |

Obviously the fertility is complete, and the pure lines are by this fact sharply distinguished from the partially sterile $F_1$-generations. The pollen fertility of the pure lines was also tested in 1926 and 1927. In 1926 10 *Tetrahit*- and 7 *bifida*-lines showed complete fertility. In 1927 9 *Tetrahit*-, 6 *bifida*-, 2 *pyrenaica*- and 2 *Ladanum*-lines were examined. The result was the same. Exceptionally, however, a modificatory sterility occurs even in the pure lines. In 1927 three T—B-plants were investigated. Two of them were examined three times with an interval of some days. Without exception the fertility was normal. The third plant was examined seven times with the following result (table 10). At each examination a rather large number (300—1287) of grains was classified. Thus each value has been rather accurately fixed. It is difficult to say what is the cause of those periodical disturbances in fertility. Probably the food supply of the anthers has occasionally been disturbed.

The line B—E (line E of *G. bifida*) gives another instance of the same kind. In 1926 this line was investigated 4 times, giving the values 83, 87, 79, and 91 per cent. This gives a mean = 85 per cent. In 1927 and 1928 the line was anew examined, now showing complete fertility. — Thus, at the sterility investigations, the possibility of modificatory sterility obviously must be taken into consideration. However, everything indicates that such disturbing cases must be regarded mere exceptions. Anyhow the observed sterility in the line crosses cannot be simply modificatory, as the parent lines, growing under the same con-

ditions close by the $F_1$-generations and being examined at the same time, proved to be quite fertile.

In three cases among the sterile generations about *half* of the pollen, in three other cases about one *quarter* of the pollen were sterile. If this is a mere chance or depending on specific causes cannot at present be definitely determined. The $F_2$- and $F_3$-analysis of the cross T—B × T—X strongly favours the latter assumption. As to the »quarter-sterile» types, the $F_2$-analysis may settle the question.

According to BELLING, the semi-sterility in *Stizolobium* might be explained by the assumption that in the hybrid *AaBb*, only *Ab*- and *aB*-gametes are functional, while *AB* and *ab* represent lethal combinations. Suppose that in certain crosses also the *AB*-gametes are functional, and that only the recessive combination *ab* is lethal, then one fourth of the pollen must be sterile.

Among the twenty line combinations investigated most were fertile, some showed 25 per cent sterility and some 50 per cent. Concerning sterile and fertile combinations, a certain regularity can be traced. Groups of lines may be distinguished as *intrafertile* but *intersterile*.

The survey given in table 8 may be summarized as follows. In several cases it happens that when three lines a, b and c are crossed diallelly, two of the lines are fertile *inter se*, but *both* sterile with the third line. Thus if a is sterile with c, but fertile with b, c and b are sterile when crossed. Consequently, in this case a and b may be regarded as equivalent in respect of sterility, probably owing to some similarity in the genotypical constitution.

T—A and T—B seem to be equivalent to a certain degree. They are fertile *inter se*, and sterile or fertile with the same lines. (Sterile with T—C and T—X, fertile with T—D and T—E). Besides T—B is fertile with T—G. As might be expected, this latter line also proved to be fertile with T—E and T—D. Probably all those lines are to a certain degree equivalent.

T—C and T—X are both sterile with lines belonging to the previous group. *Inter se* they have not yet been crossed, but this $F_1$-generation ought to be fertile. T—B is sterile with T—F. Consequently, this line should be equivalent to T—C and T—X. This really seems to be the case, as T—F and T—C give a fertile $F_1$-generation.

To judge from these results one should be inclined to propose *two* intrafertile but intersterile groups. This holds good for 18 cases of 20. The lines T—D and T—E, however, are fertile with members of both groups. On account of this, the following hypothesis must

be resorted to: The lines belong to *three* groups, one having the constitution *AAbb*, the second *aaBB*. The third group, consisting of T—D and T—E, should be = *AABB*. Moreover, *AB*, *Ab* and *aB* are functional gametes, *ab* is lethal. This explains why crosses between group 1 and group 2 give 25 per cent sterility, and why group 3 is fertile with both the other groups.

In those sterile crosses in which T—B is the one parent the fertility value is lowered from 75 to 50. T—B, e. g., crossed to T—C and T—X, gives 50 per cent sterility, while T—A gives only 25 per cent sterility with the same lines. This seems to be due to some special T—B-gene. Suppose that T—B has the constitution $A_1A_1bb$ where $A_1$ is a multiple allelomorph of $A_1$, and further that $A_1B$ is lethal in contrast to *AB*. Then the sterility must be increased from 25 to 50 per cent. Against this hypothesis, however, speaks the fact that T—D as well as T—E are fertile with T—B, and T—D fertile with T—F, but not with T—C, contrary to expectation. At present it is impossible to bring all these facts into accordance, without resorting to further hypotheses. Continued experimental work, especially analysis of the progeny from quarter-sterile $F_1$-generations, is necessary before conclusions can be drawn with certainty.

To get a measure of the female fertility of the partially sterile $F_1$-generations observed in 1928, the seed production in some of them, and in one fertile $F_1$ was also investigated in the way described above page 305. The following result was obtained (table 6). In all, the seed production of 5 different categories of quite fertile plants has been studied. The means obtained were 3,09, 2,98, 2,78, 2,87, and 2,93. One quarter-sterile type had a corresponding mean = 2,33, and three categories of semi-sterile types gave the values 1,70, 2,00 and 2,20 respectively. Though the number of individuals investigated is low, the parallelism between the degree of male fertility and seed production is striking.

In 1928 some additional *germination experiments* were made with pollen from the quarter-sterile combinations T—X × T—A and T—C × T—A. For comparison pollen of the parent lines was also used. The results are given in table 7.

The majority of the apparently good grains germinated, in parent lines as well as in the $F_1$-generations. The morphologically bad grains as always proved to be non-functional. This justifies the conclusion that the morphologically good grains in the quarter-sterile $F_1$-generations have the same germination energy as the pollen of the parent lines. According to this it is by no means probable that in those cases,

where only one quarter of the pollen is sterile, the observed decrease in seed production depends on the quality of the pollen. As only 4 eggs per flower are to be fertilized, functional pollen is always in excess, even if 25 per cent of the grains are non-functional. In all probability the lowered seed production must be regarded as due to a real female sterility that is parallel to the male sterility but not caused by it.

## DISCUSSION.

It should be emphasized that there is no correlation between the degree of morphological difference between the lines crossed and the occurrence or non-occurrence of sterility in $F_1$. *G. Tetrahit* and *bifida* are very polymorphic species, consisting of an unlimited number of pure lines. The line differences are generally very striking. At present about 20 lines of *G. Tetrahit* are in culture. On account of their sterility behaviour these lines may be devided into two or three groups. This division is not at all correlated with any morphological characters. The occurrence of sterility must be due to »physiological» factors without any significant morphological effect.

As to the origin and distribution of these factors, no definite answer can be given at present. The following arguments, however, are to be considered.

As will be shown in later publications *G. Tetrahit* and *bifida* are to be regarded as well defined species. When crossed, they always give partially sterile $F_1$-generations. The sterility is here much more thorough than in the line crosses. This is obvious especially concerning the apparently good pollen grains. In partially sterile line crosses, the morphologically good grains also show a fairly good germination, equal to that of the parents. In the species crosses, however, judging from germination experiments, the morphologically good grains are to a high degree non-functional. Only a small proportion of the grains show the same germination energy as the parents. In $F_2$ of the crosses *Tetrahit* $\times$ *bifida* a complicated segregation occurs in morphological characters and in sterility. The sterility curves are of the chance curve type, and do not show any two-pointedness as in the case of line sterility studied.

In nature spontaneous hybridization between *G. Tetrahit* and *bifida* occurs. This hybridization gives a natural explanation to the polymorphy of the two species. Though the variability *within* each species is great, the morphological differences *between* the species are rather

slight. Yet the experimental investigation has proved that *G. Tetrahit* and *bifida* must be regarded as distinct species. Therefore the species differences are more physiological than morphological in character. It should, however, be emphasized that these physiological differences as well as the morphological ones are subject to segregation. These facts offer a way of understanding of the cause of the line sterility. Suppose a cross between a *Tetrahit* and a *bifida* line, then in $F_2$ segregates are found, which in various ways combine the genes of the parents. The result of this gene combination, however, is to a certain degree limited by selective sterility, selective vitality etc. The vital and constant recombination products fall within the limits of the parent species. But it is possible that morphologically perfect *Tetrahit*-types, which are fertile and homozygous, may carry single *bifida*-genes. When such types are crossed *inter se*, some gamete combinations of the $F_1$-generations may be lethal. According to this view, *the sterility phenomena in the line crosses are to be regarded as simple, factorially analyseable special cases of the more complicated interspecific sterility*, occurring in the crosses *Tetrahit* × *bifida*.

During the continued work these problems will be attacked from two sides: On the one hand further analysis of the line sterility by testing new combinations and their progeny, by making back-crosses between the $F_1$-generations and the parent lines etc., on the other hand by crosses between constant recombination products of the cross *Tetrahit* × *bifida* and the parent types. Such types, morphologically intermediate between *Tetrahit* and *bifida* and constant or almost constant, have been obtained in $F_3$ of certain crosses. These types are fertile, but evidently inferior in vitality as compared with the parents. A number of such types will be crossed to the parent lines, and the sterility studied. By such crosses it should be possible to obtain a continuous series of complexity as to sterility behaviour, connecting the extremes hitherto obtained: on the one side the simple cases of line sterility, on the other the complicated sterility of the species cross.

According to the theory intraspecific sterility should occur also within *G. bifida*. Indications in this direction have been found, but hitherto these cases have not been sufficiently studied to permit sure conclusions.

Cases of sterility of the sort described are very rare in the vegetable kingdom. The *Stizolobium*-cases (BELLING 1914) were mentioned above. In *Stizolobium* 5 different species or subspecies were combined. Semi-sterility occurred when one type A was crossed with the four

others, B—E. As far as I know the types B—E have not been crossed *inter se*.

Evidently on basis of the cytological results obtained in *Datura*, BELLING (1925) has given a more concrete background to the formal factorial explanation of the *Stizolobium*-cases. The argumentation is the following: Two genes $L$ and $M$, lying in different chromosome pairs, are necessary for the normal functioning of a gamete. In a »normal» species the chromosome pairs 1 and 2 are respectively $\frac{L}{L}$ and $\frac{M}{M}$. Through translocation, that is exchange of substance between non-homologous chromosomes, $L$ and $M$ in another species have changed places. The pairs 1 and 2 are now constituted $\frac{M}{M}$ and $\frac{L}{L}$. When crossed the two species give an $F_1$-generation of the formula $\frac{L}{M}$, $\frac{M}{L}$. This results in semi-sterility as half of the gametes are $LL$ or $MM$ and the vital gametes must contain both $L$ and $M$.

Recently in *Datura* (BLAKESLEE 1928) cases of line sterility have been detected which are strikingly similar to the cases described in *Galeopsis*. Certain *Datura* lines, Line 26 and Line 7, proved to be »bad pollen inducers». When crossed to other lines they gave in most cases 50 per cent abortion in $F_1$. Line 7 and one »normal» type were crossed to a great number of other lines. 13 per cent of these lines proved to be »bad pollen inducers», 6,5 per cent gave sterility *both* with the normal type *and* the Line 26-type. In another case, when using a special line, the result was 25 *per cent abortion in* $F_1$. To judge from this, the cases described in *Galeopsis* seem to have many points of contact with these *Datura* cases. In *Datura* the investigations have not yet been carried beyond $F_1$, but both in this genus and in *Galeopsis* the line sterility seems to depend on relatively uncomplicated genetic or cytological causes.

A similar case of uncomplicated sterility has been described by KRISTOFFERSON (1926), concerning the species cross *Malva neglecta* × *pusilla*. The number of seeds per capsule was used as a measure of the fertility. $F_1$ showed an obvious decrease in fertility. In $F_2$ the fertility curve was distinctly two-pointed. The results in *Galeopsis* strongly remind of this case. The explanations, however, are fundamentally different. KRISTOFFERSON supposes the two *Malva*-species in question to have each a complementary factor for sterility. Then $F_1$ will be partially sterile, and in $F_2$ segregation in 9 sterile : 7 fertile will

occur. Thus the author assumes diplontic sterility in contrast to the explanation given for *Stizolobium*, *Datura* and *Galeopsis*, where the sterility is supposed to be haplontic. According to the first mode of explanation, the constitution of the mother plant causes the death of a certain percentage of the gametes whatever constitution those may have. According to the latter explanation, the genetical constitution of the gametophytes is of primary importance in regard of vitality or lethality. As the fertile and sterile gametophytes in *Galeopsis*, *Datura* and *Stizolobium* — probably also in *Malva* — represent two rather sharply defined categories, the latter explanation is the most probable.

If the gones were affected by the mother plant by means of some poison influence, a continuous transition between quite vital and quite sterile gones should be expected. The microscopical investigations show that this is not the case. Moreover, if diplontic sterility is assumed. one should expect to find *constant* and partially sterile types. According to the other explanation, partially sterile individuals are always heterozygous, in next generation segregating in fertile and partially sterile individuals. In *Galeopsis* this has always proved to be the case. Further, if diplontic sterility is assumed, it is strange to find that certain combinations give 50 per cent sterility, others only 25. As several cases are known, where the genotypical constitution of the gone manifests itself already during the haplophase (cf. MÜNTZING 1928), this assumption of haplontic sterility is by no means absurd. Thus, the *Malva*-sterility in question ought to be interpreted in a similar way as the other analogous cases.

## CYTOLOGICAL OBSERVATIONS.

In *Erophila* crosses between different elementary species often result in more or less sterile $F_1$-generations. WINGE (1926) has shown that this may be due to chromosome complications at the reduction division, as the types crossed often differ widely in chromosome number. In analogy to *Erophila* the line sterility in *Galeopsis* might be suspected to be due to chromosome irregularities at the reduction division. This, however, is not the case. The haploid chromosome number is 16 both in *G. Tetrahit* and *bifida* (MÜNTZING 1927). The hybrids *Tetrahit* × *bifida* have a normal reduction division, and all the segregates, even the most extravagant types investigated, show the same chromosome number as the parents. Though only a few different lines of each species have been investigated, it may be concluded with

a high degree of probability, that all types belonging to the *Tetrahit—bifida*-group are equal in chromosome number.

In partially sterile plants from line crosses the reduction division is also quite normal, judging from studies of $F_1$-plants of the crosses T—B × T—C and T—B × T—X. The meiotic divisions are regular, and the tetrads formed do not differ in any respect from those of the parents. After the separation of the tetrad components, and during the development of the pollen grains the differentiation in viable and lethal combinations becomes evident. Sections through rather young anthers of a T—B × T—X $F_1$-plant showed sterile and fertile grains in about equal number. In hæmatoxyline the fertile grains get a dark colour, the sterile grains are not or only faintly coloured. Sections through equally old anthers of the parent type T—B showed only normal grains.

As to line sterility the parallelism of the experimental results between *Galeopsis* and *Datura* are of special interest, on account of the cytological explanation given for the *Datura* cases. As a consequence of the postulated exchange between non-homologous chromosomes and of the attractions between the chromosomes (BELLING 1927) certain chromosome configurations, rings and chains, are to be expected in diakinesis. In *Datura* a preliminary investigation (BLAKESLEE 1928) has partly confirmed this view. On account of this, in *Galeopsis*. diakinesis stages have been eagerly searched for among the material fixed of semi-sterile plants from line crosses. Hitherto the result has been rather scarce. From an $F_1$-plant of the cross T—B × T—X, however, one preparation was obtained. This showed normal pairing and affinity between the chromosomes and no indications of ring formation or the like. Only this one bud proved to have anthers at a suitable stage of development, but it was evidently rather ill nourished. As chromosome affinity evidently is not exclusively determined by the constitution of the chromosomes but also to a certain degree by the constitution of the mother plant, nutritive differences may influence the chromosome attractions (cfr. MEURMAN 1928, NEWTON and PELLEW 1929). Therefore, more material must be studied, before any definite conclusions can be drawn. At any rate, the occurrence of special chromosome configurations in the diakinesis of the partially sterile types in this genus does not seem very probable.

## SUMMARY.

1. In crosses between pure lines of *G. Tetrahit* L. most $F_1$-generations are quite fertile like the parents, but some are partially sterile. Of 20 different combinations tested, 14 were quite fertile, 3 showed about 25 per cent, 3 about 50 per cent abortion of the pollen grains.

2. Parallel to the decrease in male fertility goes a decrease in seed production, probably caused by a real female sterility.

3. Concerning the occurrence of sterility a certain regularity can be traced. Groups of pure lines may be distinguished that are intra-fertile but intersterile.

4. There is no correlation between the degree of morphological difference between the lines crossed and the occurrence or non-occurrence of sterility in $F_1$.

5. One case of semi-sterility has been analysed as far as $F_3$. The sterility is haplontic and caused by the co-operation of two factors.

6. A cytological investigation has proved that the sterility is not due to chromosome complications at the reduction division.

7. The sterility phenomena in these line crosses are to be regarded as simple, factorially analyseable special cases of the more complicated interspecific sterility in the crosses *G. Tetrahit* × *bifida*.

Hilleshög, Landskrona, in April 1929.

## LITERATURE CITED.

1. Belling, J. 1914. The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. Zeitschr. für ind. Abst.- u. Vererb.-lehre. Band XII.
2. — 1925. A unique result in certain species crosses. Ibid. Band XXXIX.
3. — 1927. The attachments of chromosomes at the reduction division in flowering plants. Journ. of Genetics. Vol. 18.
4. Blakeslee, A. F. 1928. Genetics of *Datura*. Verhandl. V. intern. Kongr. für Vererb.-wissenschaft, Berlin 1927. Band I.
5. Brink, R. A. 1927. Studies on pollen tube development in a partially sterile hybrid between *Linaria vulgaris* and *L. purpurea*. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererb.-lehre. Band XXXXIV.
6. Kristofferson, K. B. 1926. Species crossings in *Malva*. Hereditas VII.
7. Meurman, O. 1928. Cytological studies in the genus *Ribes* L. Hereditas XI.
8. Müntzing, A. 1927. Chromosome number, nuclear volume and pollen grain size in *Galeopsis*. Hereditas X.
9. — 1928. Mendelnde Pollenfarbe bei *Lamium hybridum* Vill. Hereditas XI.

10. NEWTON, W. C. F. and PELLEW, C. 1929. *Primula Kewensis* and its derivatives. Journ. of Genetics. Vol. 20.
11. RENNER, O. 1924. Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Önotheren. Bibl. Genetica 9.
12. WINGE, Ö. 1926. Das Problem der JORDAN-ROSEN'schen *Erophila*-Kleinarten. COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Band 14.

## CONTENTS.

# EINE MONOHYBRIDE SPALTUNG BEI TETRAGONOLOBUS

VON *ERNST NILSSON*
HÄLSINGBORG, SCHWEDEN

IM Frühjahr 1925 wurden zwei Varietäten von Spargelerbsen (*Tetragonolobus purpureus* MOENCH), eine rot- und eine gelbblütige, zu Vererbungsversuchen eingekauft und im gleichen Jahr einige Kreuzungen ausgeführt. Die $F_1$-Samen von diesen wurden 1926 ausgesäet und im Winter 1926—27 wurden zwei $F_2$-Familien in Töpfe mit gewöhnlicher Gartenerde gesäet und die Spaltung hinsichtlich Blütenfarbe durch Beurteilung der Keimpflanzen festgestellt. Es hat sich nämlich gezeigt, dass bei dieser Art zwischen roter Blütenfarbe und mehr oder weniger stark Anthocyanfärbung des Hypokotyls, besonders dessen oberen Teiles, vollkommene Korrelation besteht. Das Gleiche gilt für gelbe Blütenfarbe und vollkommen anthocyanfreies Hypokotyl. Dieser Unterschied in der Farbe des Hypokotyls kann indessen zur Klassifikation von rot- und gelbblütigen Individuen nur verwendet werden, wenn die Keimpflanzen sehr jung sind; bei älteren Pflanzen nimmt die Intensität der roten Farbe ab, sodass eine sichere Beurteilung unmöglich wird.

Die Samen von zwei $F_1$-Pflanzen wurden aufbewahrt und erst im Vorsommer 1928, auch diesesmal in Töpfen mit Erde, ausgesäet. Später wurden die jungen Exemplare ausgepflanzt und das bei der Blüte erhaltene Resultat verzeichnet. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Spaltung und einige Erscheinungen, die im Zusammenhang hiermit von Interesse sind.

Die Spaltung in der Saat im Winter 1926—27 ist dem idealen 3 : 1-Verhältnis, wie ersichtlich, so nahe wie möglich. Auch die Spaltung des fast zwei Jahre alten Materials liegt dem Idealverhältnisse so nahe, dass Abweichungen innerhalb der zulässigen Fehlergrenzen zu liegen kommen. Es ist indessen deutlich, dass die rote Klasse hier ein Defizit aufweist, das kaum auf einen Zufall beruhen kann. Das will mit anderen Worten sagen, dass die starke Herabsetzung der Keimfähigkeit (hier richtiger die Schosskraft) während der Verwahrung der Samen, jene am stärksten getroffen hat, die das dominierende Gen für Antho-

TABELLE 1. *Die $F_2$-Generation ($F_1$ rotblütig).*

| $F_2$-Familie | Gefundene Anzahl | | Gefundenes Verhältnis pro 4 | $D/m_K$ | Anzahl gesäeter Samen | % Wegfall während der Keimung | Anzahl ausgepflanzter Ex. | % Wegfall ausgepflanzter Ex. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | rote | gelbe | | | | | | |
| 1 | 68 | 21 | 3,06 : 0,94 | 0,32 | — | — | — | — |
| 2 | 220 | 72 | 3,01 : 0,99 | 0,10 | 374 | 22 | — | — |
| Σ1—2 | 288 | 93 | 3,02 : 0,98 | 0,23 | — | — | — | — |
| 3 | 28 | 16 | 2,55 : 1,45 | 1,72 | 278 | 76 | 54 | 19 |
| 4 | 77 | 30 | 2,88 : 1,12 | 0,72 | 372 | 54 | 126 | 15 |
| Σ3—4 | 105 | 46 | 2,78 : 1,22 | 1,56 | 650 | 63 | 180 | 16 |

cyan besitzen. Diese Erscheinung ist recht bemerkenswert, da dominierende Genen und besonders Anthocyangenen im allgemeinen eine Erhöhung der Vitalität zur Folge haben (siehe z. B. RASMUSSON 1927, SYLVÉN 1925). Hier hat ein solches Gen die Vitalität oder richtiger die Lebensdauer im Gegensatz vermindert. Der Mangel an roten Individuen beruht nicht, wie man sich auch vorstellen könnte, darauf, dass Samen mit dem Gen für diese Eigenschaft während der Verwahrung für Wasser weniger durchlässig geworden sind als solche ohne dasselbe. Der Prozent »harte Samen» war nämlich in diesem Material sehr klein, und die Keimung wurde solange fortgesetzt bis nur mehr verfaulte Samen in der Erde übrig waren. Im übrigen sind die rot- und gelbblütigen Pflanzen sowohl im Keim- wie im erwachsenen Stadium gleich kräftig gewesen und haben sich gleich schnell entwickelt.

In bezug auf Wuchsart unterschied sich die gelbblütige Varietät von der roten bestimmt dadurch, dass sie eine ausgesprochen plagiotrope Richtung der Stengel zeigte, während die rotblütigen mehr schief aufrechte Stengel hatten. Die $F_1$-Pflanzen waren in dieser Hinsicht fast intermediär. Eine $F_2$-Analyse in bezug auf diese Eigenschaft ist nicht ausgeführt worden, aber eine augenscheinliche Korrelation zwischen Blütenfarbe und Wuchsart war jedenfalls nicht zu bemerken. In $F_2$ waren nämlich alle möglichen Wuchsarttypen sowohl bei gelb- wie bei rotblütigen Individuen anzutreffen.

## ZITIERTE LITERATUR.

1. RASMUSSON, J. 1927. Genetically changed linkage values in *Pisum*. — Hereditas X.
2. SYLVÉN, N. 1925. Einige Spaltungszahlen bei Kreuzungen zwischen blau- und weissblühenden Varietäten von *Linum usitatissimum*. — Hereditas VII.

# ZUR NATUR UND BEGRENZUNG DER ARTEINHEITEN

VON *GÖTE TURESSON*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

(With a summary in English)

BEKANNTLICH hat es sowohl viele wie wechselnde Versuche gegeben um zu einer verschiedene Richtungen befriedigenden Artdefinition zu gelangen. Prüft man die vorgebrachten Definitionsversuche und sieht von solchen metaphysischen Inhaltes ab, findet man, dass sie sich im grossen auf zwei Gruppen verteilen lassen. Im einen Falle bedeutet die Definition kaum mehr als eine *praktische* Bezeichnung einer Gruppe morphologisch nahestehender Individuen, im anderen Falle wird versucht die Definition hauptsächlich auf physiologische und deszendenztheoretische Kriterien zu stützen.

Repräsentativ für die erste — besonders von Floristen bevorzugte — Gruppe von Definitionsversuchen ist die Artdefinition von BAILEY (1896), die folgendermassen lautet: »The species is the unit in classification, designating an assemblage of organisms which, in the judgment of any writer, is so marked and so homogeneous that it can be conveniently spoken of as one thing». Alle Ansprüche auf eine tiefere Begründung des Artbegriffes als wissenschaftlichen Terminus sind hier fallen gelassen; er wird ausschliesslich zu klassifikatorischer Bequemlichkeit aufgestellt. Als solcher kann er noch seine Berechtigung besitzen, aber andererseits liegt die Gefahr zu Schematisierung offen zutage. Es ist diese Gefahr, vor der u. a. TURRILL (1925) warnt, wenn er sagt, dass die Art für manche Systematiker einen Organismus oder eine Gruppe von Organismen darstellt, die mit einem lateinischen Doppelnamen belegt ist.

Das Bedürfnis die Realität, die dem Begriffe Art zugrunde liegen soll, näher zu präzisieren und zu umschreiben, hat zu der langen Reihe von Definitionen geführt, die wir der anderen Gruppe zuteilen. Hier handelt es sich nicht mehr ausschliesslich um den Grad von morphologischer Ähnlichkeit zwischen Individuen im Individuenkomplex; die Artdefinition baut ausserdem auf solche Kriterien wie Fertilität bei Kreuzungen zwischen Individuen der Art, genetischen Zusammenhang untereinander oder gemeinsamer Abstammung. Die Fertilität als Kri-

terium für die Spezifität hat ja alte Ahnen aus den Tagen Kölreuters und Gärtners, und die Forderung nach gemeinsamer Abstammung wird in verschiedenen Artdefinitionen seit Cuvier gefunden. Als eine moderne Auflage derartiger Definitionsversuche kann die von Plate (1914) aufgestellte Definition erwähnt werden, die an Breite die meisten übertrifft: »Zu einer Art gehören sämtliche Exemplare, welche die in der Diagnose festgestellten Merkmale besitzen — wobei vorausgesetzt wird, dass die äusseren Verhältnisse sich nicht ändern —, ferner sämtliche davon abweichende Exemplare, die mit ihnen durch häufig auftretende Zwischenformen innig verbunden sind, ferner alle, die mit den vorgenannten nachweislich in direktem genetischen Zusammenhang stehen oder sich durch Generationen fruchtbar mit ihnen paaren».

Wenn wir uns auch ganz auf den Standpunkt stellen, dass der Artbegriff soweit wie möglich zu einem wissenschaftlichen Terminus ausgebaut werden soll, so kommt es natürlich zur Frage in welchem Grade z. B. eine solche Artdefinition wie Plates, die zweifellos die Artauffassung der besseren Systematiker wiedergibt, auf die in der Natur vorhandenen Verhältnisse passt und wie weit es mit ihr möglich ist diese begriffsmässig zu erfassen. Näher betrachtet ruht diese Definition, gleichwie die übrigen, auf subjektiven Gründen. Dass dies in der Definition klar und deutlich zum Ausdruck kommt, wird sowohl von Plate selbst wie von anderen (z. B. Diels 1921) als besonderes Verdienst hervorgehoben. Da aber die Entscheidung *wie* nahe ein Exemplar mit der Diagnose übereinstimmen soll um der Art zugerechnet werden zu können, *wie* häufig Zwischenformen vorkommen dürfen, *wie* fertil ein Individuum sein soll um als »fruchtbar» zu gelten, etc. ganz dem Gutdünken des Autors überlassen wird, ist ohne Schwierigkeit einzusehen, dass die Definition tiefer betrachtet nicht die Forderungen, die man an einen wissenschaftlichen Artbegriff stellen muss, erfüllen kann. Denn, vorausgesetzt dass in der Natur Individuengruppen von etwa der Grössenordnung existieren die diese und verwandte Artdefinitionen postulieren, müssen doch die Grenzen zwischen diesen Individuengruppen bei einer Definition dieser Art nur scheinbar natürlich und ungreifbar verbleiben, wie sehr sie auch durch subjektive Postulate bereichert werden mögen. Auch die umfangreichste Definition der Gruppe lässt also im entscheidenden Punkte im Stiche, und erhält hauptsächlich in dem Masse Bedeutung wie sie, in Ähnlichkeit mit den Definitionen der ersten Gruppe, zu rein praktischer Klassifikation verwendet werden kann.

Die Schwierigkeit auf einem objektiveren Wege zu einer befriedi-

genden Begründung des Artbegriffes der Systematik zu gelangen — mag er nun auf der einen oder anderen Art von Definitionsversuchen basieren — hängt nun nicht allein mit dem Umstande zusammen, dass die in der Systematik verwendete Methode zur Artabgrenzung ausserstande ist die Gruppierung der in der Natur existierenden Individuen zu natürlichen Einheiten zu garantieren, wenn auch solche vorhanden sind. Hierzu kommt noch dass der Artbegriff durch die Macht der Tradition seit den Tagen von LINNÉ noch mit im grossen gleichen Inhalt wie ursprünglich fortbesteht, weshalb auch die sog. Linnésche Art in unveränderter Form jetzt wie früher die fundamentale Klassifikationseinheit bildet, und dies trotz unserer erhöhten Kenntnis sowohl über den Wesensunterschied der Linnéschen Arten untereinander wie über die Vielförmigkeit derselben. Der Versuch, der beim systematischen Studium sog. polymorpher Gattungen geübt worden ist, sich vom traditionellen Artbegriff durch Erhöhung niedrigerer Einheiten zu Rang und Würde von Arten freizumachen, kann offenbar nicht als Fortschritt betrachtet werden, da ja damit folgt, dass der gleiche Terminus dann zur Bezeichnung von verschiedenen Dingen benützt wird (vgl. übrigens LIDFORSS 1907). Konsequenter wenn auch radikaler kann der von LOTSY (1913, 1916) betretene Weg erscheinen um zu einer sichereren Fundierung des Artbegriffes zu gelangen. Im Anschluss an JORDAN glaubt bekanntlich LOTSY, dass dieser nicht auf die Linnéschen Arten gegründet werden kann, da es sich herausgestellt hat, dass diese aus Gemischen von Typen mit verschiedener erblicher Konstitution bestehen. Während für JORDAN die Konstanz der Nachkommen nach solchen Typen das Kriterium für die Spezifität bildete, geht LOTSY noch einen Schritt weiter und reserviert den Artbegriff ausschliesslich für die reinen Linien. Die Jordanschen Arten werden als Jordanone bezeichnet, und als neutralen Namen für die Linnéschen Individuenkomplexe schlägt er die Bezeichnung Linneon vor. Abgesehen davon dass LOTSYS Artauffassung innerhalb gewisser Organismengruppen, z. B. bei den Kreuzbestäubern, unverwendbar ist, ebensowenig wie sich hier Jordanone abgrenzen lassen, ist auch die Überführung des eingewurzelten systematischen Artbegriffes auf die reinen Linien der Genetik kritisiert worden (cf. HERIBERT-NILSSON 1918, LEHMANN 1913).

Das Beachtenswerte in LOTSYS Bestreben zu einer Reform liegt in dem Versuch zu wirklichen biologischen Einheiten zu gelangen. Dass derartige Einheiten auch ausserhalb der eigentlichen Grenzpfähle der Genetik bestehen, haben nun die meisten Systematiker im Gefühl gehabt, sie in näher präzisierte Kategorien zu bringen, stösst aber,

wie oben angedeutet, auf für die Systematik methodische Hindernisse. Die ebenso zahlreichen wie fruchtlosen Versuche die hinter der Art steckende Realität in Begriffen von wechselndem Inhalt und Umfang anzugeben bezeugen dies zur Genüge. Da demnach die systematische Wünschelrutenmethode im Stiche lässt, muss um hierin Klarheit zu gewinnen Hilfe von anderer Seite herbeigezogen werden. Es hat auch den Anschein als ob die Genetik im Verein mit der Zytologie und Rassenökologie zur näheren Beleuchtung der Frage nicht ganz wertlose Beiträge liefern könnte.

Die Mehrzahl Verfasser, die von genetischen Ausgangspunkten an das Artproblem herangegangen sind, sind wohl darüber einig, dass der in der Natur vorhandene Biotypenbestand einer Artpopulation nur einen Bruchteil der Biotypenmannigfaltigkeit bildet, die auf dem Kombinationsweg (vielleicht auch auf dem Mutationsweg) verwirklicht werden kann oder es einmal werden konnte. Selektive Prozesse verschiedener Art greifen ein und reinigen ständig die Bestände von den unter den jetzt herrschenden Milieuverhältnissen weniger vitalen Typen. Um die Bedeutung des ökologischen Momentes in der Ausdifferenzierung derartiger naturstabilisierter Biotypenbestände hervorzuheben habe ich sie mit dem Terminus *Ökospezies* (TURESSON 1922) belegt. Wird die Naturselektion aufgehoben, was zum Teil geschieht, wenn der Mensch aus dem einen oder anderen Anlass eingreift, kann die Grenze für eine solche Ökospezies — wo nicht Sterilität wegen Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl oder mangelnder Chromosomenaffinität unüberwindbare Hindernisse in den Weg legt — durch Umkombination und Einkreuzung verschoben werden, und wir erhalten dann — wenn auch in sehr fragmentarischem Zustand — je nach der Anzahl spaltender Faktoren und möglicher Kombinationen den erweiterten und labilen Biotypenkomplex, den ich eine *Coenospezies* (TURESSON 1922) genannt habe, und aus dem u. a. die Ökospezien hervorgegangen sind.

Manche Arbeiten der genetisch-zytologischen Forschung der letzten Jahre sind geeignet die Natur dieser Einheiten näher zu beleuchten. Lehrreich sind die Resultate, die vor allem durch die Untersuchungen von KRISTOFFERSON (1914, 1923) und CLAUSEN (1926, 1927) in der Gruppe jener *Viola*-Formen, die LINNÉ *V. tricolor* nannte, erhalten worden sind. Wir haben hier eine typische Coenospezies innerhalb der die später ausgeschiedenen und als Arten bezeichneten Formenkomplexe (*V. tricolor* L., sens. strict., mit der Chromosomenzahl n = 13; *V. arvensis* MURR., n = 17; *V. alpestris* DC., W. BECK., n = 13, etc.) sich ohne Schwierigkeit miteinander kreuzen lassen, wobei die Hybriden und die

aus ihnen ausspaltenden Typen in grosser Ausdehnung fertil sind. Da trotzdem die in der Natur auftretenden Bastardtypen im Vergleich mit den Elterntypen eine verschwindende Anzahl bilden, muss dies mit ungenügender Vitalität der ersteren zusammenhängen. Abgesehen von der verschiedenen Chromosomenzahl bei *V. tricolor* und *V. arvensis*, die zu Komplikationen führen kann, weist CLAUSEN auf den Umstand hin, dass auch korrespondierende Chromosomen dieser beiden Typen nicht immer imstande sind zu konjugieren. Dass die ungenügende Vitalität der Bastarden auf einem weniger gut ausbalanzierten Chromosomen- und Genensatz beruht, dürfte sicher sein. Dies hat, wie CLAUSEN hervorhebt, zur Folge, dass auch ganz fertile Bastardpflanzen nicht einmal in den Versuchsparzellen mit den Eltern konkurrieren können. Auf sich selbst angewiesen dürfte also diese auf experimentellem Wege teilweise rekonstruierte Coenospezies zweifellos in die vitalen Kombinationssphären, die wir schon unter den Namen *V. tricolor* s. str., *V. arvensis* MURR., etc. kennen, mit weitgehender Elimination der überbrückenden, weniger vitalen Kombinationen zerfallen. Im Meinungsaustausch über die Artberechtigung dieser beiden Formenkomplexe, wo u. a. KRISTOFFERSON (1923) und GAMS (1926) die Ansicht vertreten, dass die beiden Formenkomplexe zu ein und derselben Art, *V. tricolor*, gehören, während CLAUSEN glaubt, dass sie artverschieden sind, würden wir nun laut der hier verwendeten Betrachtungsweise behaupten, dass *V. tricolor* s. str. und *V. arvensis* MURR. ein und dieselbe Coenospezies, aber je für sich verschiedene Ökospezien repräsentieren.

Sowohl die Verwendbarkeit wie der Bedarf der beiden aufgestellten Einheiten kann durch manche andere Beispiele aus den Debatten der letzten Jahre über den Artbegriff illustriert werden. Wir können *Capsella bursa pastoris* heranziehen. SHULL (1923) hat gerade ausgehend von dieser Linnéschen Art die Unhaltbarkeit des Artbegriffes der Systematiker vom genetischen Gesichtspunkt gezeigt. In dieser morphologisch gesehen recht gut abgegrenzten Grossart, die bekanntlich eine grosse Anzahl »Elementararten» umfasst, hat SHULL wechselnden Grad von Sterilität in verschiedenen Kombinationen gefunden; sie war so gut wie absolut in der $F_1$-Kombination *C. bursa pastoris* × *C. Viguieri* und partiell in der $F_1$-Kombination *C. bursa pastoris* × *C. grandiflora*, etc. In einem Falle wie diesen, meint SHULL, werden nicht die Arten der Systematiker sondern die Biotypen der Genetiker die einzigen natürlichen Gruppen. Vom ökologischen Gesichtspunkte wird indessen zweifellos eine natürliche Gruppierung erhalten, wenn die zwischen den verschiedenen Formenkomplexen der Grossart vor-

handenen Sterilitätsgrenzen respektiert werden. Wir sollten demnach in der Coenospezies *Capsella bursa pastoris* eine Anzahl von Ökospezien zu unterscheiden haben, deren Grenzen in der Natur durch die mangelnde Fertilität, eventuell auch durch ungenügende Allgemeinvitalität der auftretenden Bastardindividuen gezogen werden. Da MARCHAL (1920) für *C. Viguieri* die Chromosomenzahl $n = 8$ nachgewiesen hat, während bei der Mehrzahl *Capsella*-Formen $n = 16$ ist, verbleibt gleichwohl zu untersuchen in welchem Masse Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl die Entstehung dieser Sterilitätsgrenzen um die verschiedenen Ökospezien bedingen.

An *Capsella* erinnert in Vielem die klassisch gewordene *Erophila verna*. Unser Bild von der Vielförmigkeit dieser Art, von der Ursache zur Sterilität zwischen gewissen deren »Kleinarten», etc. hat sich durch die letzten Untersuchungen von WINGE (1926 a) in hohem Grade geklärt. Nicht nur die verschiedene Chromosomenzahl (z. B. *E. cochleoides* mit $n = 7$, *E. violacea-petiolata* mit $n = 32$) kann Sterilität verursachen, auch bei Kreuzung zwischen Kleinarten mit gleicher Chromosomenzahl, deren Chromosomen aber nicht homolog sind, kann, wie WINGE auch hervorhebt, Sterilität entstehen. Er sagt ferner: »Möglich ist es, dass die Kleinarten, die sich sozusagen unter unseren Augen bilden, wieder in Gruppen eingeteilt werden können, deren Mitglieder untereinander volle Fruchtbarkeit aufweisen, wogegen Typen, die verschiedenen Gruppen angehören, mangelnde Fertilität zeigen. In solchem Falle muss jede von diesen Gruppen als eine Art betrachtet werden, die eine Reihe reiner Linien (Kleinarten) enthält». Mit unserer Terminologie bilden gerade diese Gruppen, deren Existenz wir nunmehr wohl kaum zu bezweifeln brauchen, ebensoviele Ökospezien, und diese zusammen bauen die grössere Einheit aus, die wir die Coenospezies *Erophila verna* nennen.

Wir wollen nun nicht länger die Ökospeziesbildung innerhalb solcher Coenospezien verfolgen, wo die Ausdifferenzierung der Ökospezien mehr direkt mit dem Vorhandensein verschiedener Chromosomenzahlen und dadurch bedingten Sterilitäts- und Vitalitätsgrenzen verbunden zu sein scheint. Fälle von Unfruchtbarkeit zwischen Arten mit gleicher Chromosomenzahl sind uns gegenwärtig wohlbekannt, aber wir kennen umgekehrt auch Fälle von Kreuzungen zwischen sog. guten Arten, wo nicht nur auf Grund einer Übereinstimmung in der Chromosomenzahl sondern auch wegen einer anscheinend vollständigen Affinität zwischen den Elternchromosomen in der $F_2$-Generation eine regelrechte Mendelspaltung erfolgt. Wie sollen Ökospezien in solchen Kom-

plexen abgegrenzt werden? Wie HERIBERT-NILSSON (1918) für die Kreuzung zwischen *Salix caprea* L. (n = 19) und *S. viminalis* L. (n = 19) gezeigt hat, spalten hier verschiedene der sog. wesentlichen Artcharaktere überraschend einfach. Dass trotzdem *S. caprea* und *S. viminalis* in der Natur nicht zu einer einzigen Kreuzungspopulation zusammenfliessen, hängt laut HERIBERT-NILSSON nicht nur mit befruchtungsphysiologischen Ursachen (wie z. B. grösserer Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche des arteigenen als des artfremden Pollens) zusammen, sondern auch und vor allem mit herabgesetzter Vitalität der Bastardnachkommen. Eine nicht unbeträchtliche Anzahl Individuen der $F_2$-Generation zeigen solche Störungen — abnorme Periodizität, herabgesetzte Winterfestigkeit, verringerte Widerstandskraft gegen parasitische Pilze usw. — dass sie laut Ansicht des Verfassers im Wildbestand nicht existenzfähig sein können. *S. caprea* und *S. viminalis* bilden also nach Allem zu urteilen gute Ökospezien, die in diesem Falle mit den entsprechenden Linnéschen Arten zusammenfallen.

Als ein anderes Beispiel für ein paar Linnésche Arten mit gleicher Chromosomenzahl und einfachen Spaltungsverhältnissen in gewissen der untersuchten Eigenschaften kann *Geum rivale* (n = 21) und *Geum urbanum* (n = 21) angeführt werden, welche Kreuzung von WINGE (1926 b) näher studiert worden ist. In der Natur werden bekanntlich einzelne Bastardindividuen zwischen diesen beiden Komplexen angetroffen, aber von einer zusammenfliessenden, spontanen Bastardpopulation kann hier ebensowenig wie im Falle *Salix caprea* und *S. viminalis* die Rede sein. Die Vitalitätsverhältnisse ziehen zweifellos auch hier die Grenzen um die beiden Komplexe, wenn auch, wie WINGE andeutet (WINGE 1928, p. 231), die Komplexvererbung gewisser Eigenschaftsgruppen mit einspielen und zur Stabilität der beiden Arten beitragen soll.

Wir sehen also, dass auch in dem Falle wo in der Coenospezies immer dieselbe Chromosomenzahl vorkommt und die Möglichkeit zu normaler Chromosomenkonjugation mit dadurch bedingter Mendelspaltung zwischen den Formengruppen innerhalb derselben vorhanden ist, doch eine Ökospeziesbildung eintritt, indem die vitalen Kombinationssphären voneinander durch ungenügende Vitalität der Zwischentypen getrennt gehalten werden. Dass die Ökospeziesbildung von einer ganz anderen Ordnung ist als die Ökotypenbildung ergibt sich daraus, dass die Zwischentypen zwischen zwei ausgeprägten Ökotypen vollkommen vital und populationsbildend sind, wenn die Übergangszone zwischen zwei extremen Standorten eine gewisse Ausdehnung erreicht. So z. B. bei den *Hieracium umbellatum*-Ökotypen an der Ostküste Scho-

nens (TURESSON 1922) und den Niederungs- und subalpinen Ökotypen von *Campanula rotundifolia* in den Alpen (TURESSON 1925). Die Elimination des Hybridenkomplexes zwischen den Ökospezien bringt natürlich mit sich, dass die Ökotypenbildung nur innerhalb der Ökospeziespopulationen stattfinden kann. Ungeachtet des Vorkommens von z. B. einer recht grossen Anzahl von Ökotypen in der Coenospezies *Geum rivale—urbanum*, von denen mehrere in meine jetzigen Kulturversuche aufgenommen sind, so verteilen sich diese restlos auf die Ökospezien *G. rivale* und *G. urbanum*; ein aus dem Hybridenkomplex ausdifferenzierter Ökotypus dürfte nicht aufzutreiben sein.

Die Anzahl Arteinheiten ist indessen mit der Coeno- und Ökospezies nicht erschöpft. Das Charakteristische für die Ökospezies, an verschiedenen Standorten mit verschiedenen Ökotypen zu reagieren setzt ja normalsexuelle Befruchtung und mendelsche Faktorskombination voraus. Wir kennen aber Artpopulationen, wo die sexuelle Fortpflanzung ganz oder teilweise durch eine apomiktische, durch Apogamie, vegetative Propagation etc. ersetzt worden ist. Bekanntlich stellt man sich gegenwärtig vor, dass derartige Populationen gewöhnlich dadurch entstanden sind, dass die Anlage für Apomixis, die wahrscheinlich latent in der Mehrzahl Organismen vorhanden ist, durch Bastardierung, Polyploidie etc. Gelegenheit bekommen hat sich zu manifestieren (vgl. z. B. ROSENBERG 1917, p. 199; WETTSTEIN 1927, p. 349). Diese apomiktischen Populationen sind nun von den Ökospezien so wesensverschieden, dass sie einem ganz anderen Arttypus zugerechnet werden müssen. Als Bezeichnung für Artpopulationen, die ganz und gar auf apomiktische Fortpflanzung angewiesen sind (*Antennaria alpina* (L.) GAERTN., *Alchemilla vulgaris* L., *Taraxacum*- und *Hieracium*-Formengruppen usw.) wird hiermit der Terminus *Agamospezies* vorgeschlagen. Wünschenswert wäre, dass auch Bezeichnungen für Populationen von intermediärem Arttypus eingeführt würden, nämlich für solche wo neben apomiktischer Fortpflanzung gleichzeitig fakultative Sexualität vorkommt, wie z. B. in den Gattungen *Rosa* und *Rubus*, sowie für solche wo ausser sexuellen Biotypen (d. h. Amphimikten) auch Apomikten vorkommen, wie z. B. für *Festuca ovina* L. (TURESSON 1926), für *Hieracium umbellatum* L. mit dem Apomikten *linearifolium* (OSTENFELD 1910, ROSENBERG 1917), für *Antennaria dioica* (L.) GAERTN. mit dem Apomikten *A. groenlandica* PORS. (PORSILD 1915) usw. Da indessen die vorliegende Übersicht nur einen Beitrag zur Artfrage bilden soll, wird von einem weiteren Ausbau der Terminologie einstweilen Abstand genommen.

Hinter der Linnéschen Art, im ursprünglichen Sinne wie im gebräuchlichen Sprachgebrauch, verbergen sich, wie wir im Vorstehenden hervorzuheben versucht haben, Realitäten sehr verschiedener Art, und das Erreichen von Einigkeit in bezug auf Umfang und Inhalt eines allgemein gültigen Artbegriffes stösst daher auch auf reine Unmöglichkeiten. Die Linnésche Art kann bald mit der Coenospezies (Beisp. *Erophila verna*), bald mit der Ökospezies (Beisp. *Geum rivale*) und schliesslich auch mit der Agamospezies (Beisp. *Alchemilla vulgaris*) zusammenfallen. Der Vorteil eines klaren Auseinanderhaltens dieser höchst heterogenen Arttypen dürfte offenbar sein, und er wird dadurch in keiner Weise verringert, dass nur einer von diesen, nämlich die Ökospezies zum Gegenstand einer objektiveren und präziseren Definition gemacht werden kann. Die Unterscheidung der hier behandelten Arteinheiten, besonders der Ökospezien, erfordert indessen ganz andere Arbeitsmethoden als die bisher in der Systematik gebräuchlichen. Dass dies der Fall sein muss ist auch ganz natürlich wenn wir bedenken, dass wir anstatt die Artgruppierung in der Natur als eine gegebene Tatsache hinzustellen, diese Artgruppierung ein Problem bilden lassen. Nur von dieser letztgenannten Auffassung der Artgruppierung ausgehend macht sich der Bedarf einer Spezies-Zergliederung der Linnéschen Art geltend; für die traditionelle Systematik, wo es vor allem darauf ankommt was am meisten *praktisch* ist, dürfte die herkömmliche Gruppierung in »Spezies», »Subspezies» usw. die zweckmässigste sein. Dass indessen eine derartige, auf überwiegend praktischen Gründen errichtete Arteinteilung der Organismenwelt niemals eine Gruppierung der Organismen zu natürlichen Einheiten garantieren kann ist zweifellos klar, gleichwie auch der Versuch eine tiefere, wissenschaftliche Begründung der systematischen »Art» eine logische Unmöglichkeit ist. Denkbar ist dass die Bearbeitung des Artproblems von hier oben erörterten Gesichtspunkten, zu denen ausser die schon zitierte Literatur auch andere Untersuchungen der letzten Jahre über Wildarten anknüpfen (siehe z. B. TEDIN 1925, KRISTOFFERSON 1926, SINSKAJA 1928), einen Einfluss auf die Artbehandlung und Artgruppierung der Systematik ausüben wird. Über den Grad und die Art dieses Einflusses kann jedoch nur die Zukunft Aufschluss geben.

Bei der Definition der verschiedenen Arteinheiten, die im Vorstehenden unterschieden und an einigen Beispielen erläutert worden sind, soll als selbstverständlich hervorgehoben werden, dass Sterilität zwischen Individuen, die in bezug auf Selbststerilitätsfaktoren isogen sind, keine Grenze zwischen zwei Arteinheiten bilden kann. Selbstverständ-

lich ist auch dass Avitalität beruhend auf Homozygotie in Letalfaktoren die Artgrenzen nicht verschieben kann. Wir definieren demnach:

**Ökospezies:** *Eine Amphimiktenpopulation deren sämtliche in der Natur vorkommenden Konstituenten miteinander vitale und fertile Nachkommen geben, die aber mit Konstituenten jeder anderen Population in der Natur weniger vitale und mehr oder weniger sterile Nachkommen gibt.*

**Agamospezies:** *Eine Apomiktenpopulation deren Konstituenten aus morphologischen, zytologischen oder anderen Gründen gemeinsamer Ursprung zuzuschreiben ist.*

**Coenospezies:** *Ein Populationskomplex dessen Konstituenten auf Grund von Vitalitäts- und Sterilitätsgrenzen sich in der Natur zu Arteinheiten niedrigerer Ordnung gruppieren, denen aber doch aus morphologischen, zytologischen oder experimentellen Tatsachen gemeinsamer Ursprung zuzuschreiben ist.*

## SUMMARY.

1. The attempts hitherto made to define the species may largely be grouped in two categories: the one aims mainly at a *practical* grouping of morphologically similar individuals (e. g. BAILEY 1896), the other emphasises the importance of physiological and phylogenetical points (e. g. PLATE 1914).

2. The grouping made by LOTSY (i. e. the Linneon, the Jordanon and the species = the pure line of JOHANNSEN) is unacceptable already from the fact that his Jordanons and his species do not exist in obligate cross-breeders.

3. The current species concept has its value in taxonomy as practised from the time of LINNÉ but it does not help us in determining the *natural* limitations of species. The species in the Linnéan and in the ordinary sense of the word represents units of very different nature, including the *ecospecies*, the *coenospecies* (cp. TURESSON 1922), and the *agamospecies*, defined below. The existence in nature of units of these different orders also makes it a logical impossibility to reach one standard definition of the »species».

4. In defining the three species units discussed in this paper it is pointed out that sterility between individuals isogenical in self-sterility factors evidently does not differentiate such units. It is equally clear that non-vitality due to homozygosity in lethal factors can not influence the limitation of these units. We thus define:

a) *Ecospecies*: An amphimict-population the constituents of which in nature produce vital and fertile descendants with each other giving rise to less vital or more or less sterile descendants in nature, however, when crossed with constituents of any other population. (Illustrated by *Geum rivale*, *Salix viminalis*, *Viola arvensis*, etc.).

b) *Agamospecies:* An apomict-population the constituents of which, for morphological, cytological or other reasons, are to be considered as having common origin. (Illustrated by *Alchemilla vulgaris*, *Antennaria alpina*, etc.).

c) *Coenospecies*: A population-complex the constituents of which group themselves in nature in species units of lower magnitude on account of vitality and sterility limits having all, however, a common origin so far as morphological, cytological or experimental facts indicate such an origin. (Illustrated by *Capsella bursa pastoris*, *Erophila verna*, etc.).

## ZITIERTE LITERATUR.


1. BAILEY, L. H. 1896. The philosophy of species-making. Bot. Gaz., Vol. 22.
2. CLAUSEN, J. 1926. Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. Hereditas, Bd. VIII.
3. — 1927. Chromosome number and the relationship of species in the genus *Viola*. Ann. Bot., Vol. 41.
4. DIELS, L. 1921. Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen. In ABDERHALDEN, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. 11, Teil I. Heft 2.
5. GAMS, H. 1926. *Viola* in HEGI, Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd. 5.
6. HERIBERT-NILSSON, N. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Avd. 2, Bd. 14. No. 28.
7. KRISTOFFERSON, K. B. 1914. Über Bastarde zwischen elementaren Species der *Viola tricolor* und *V. arvensis*. Botaniska Notiser 1914.
8. — 1923. Crossings in *Melanium* Violets. Hereditas, Bd. IV.
9. — 1926. Species crossings in *Malva*. Hereditas, Bd. VII.
10. LEHMANN, E. 1913. LOTSYS Anschauungen über die Entwicklung des Deszendenzgedankens seit DARWIN und den jetzigen Standpunkt der Frage. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd. 11.
11. LIDFORSS, B. 1907. Über das Studium polymorpher Gattungen. Botaniska Notiser 1907.
12. LOTSY, J. P. 1913. Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit DARWIN und der jetzige Standpunkt der Frage. Progressus rei botanicæ, Bd. 4.
13. — 1916. Evolution by means of hybridization. The Hague.

14. MARCHAL, E. 1920. Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Mém. Ac. roy. Belg. cl. d. sc., sér. 2, t. 4.
15. OSTENFELD, C. H. 1910. Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd. 3.
16. PLATE, L. 1914. Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. Kultur d. Gegenwart, Teil 3, Abt. IV.
17. PORSILD, M. P. 1915. On the genus *Antennaria* in Greenland. Medd. om Grönland, Bd. 51.
18. ROSENBERG, O. 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 11.
19. SHULL, G. H. 1923. The species concept from the point of view of a geneticist. Amer. Journ. Bot., Vol. 10.
20. SINSKAJA, E. 1928. The oliferous plants and root crops of the family Cruciferæ. Bull. Applied Bot., Vol. 19.
21. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. Hereditas, Bd. VI.
22. TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, Bd. III.
23. — 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. Hereditas, Bd. VI.
24. — 1926. Studien über *Festuca ovina* L. I. Normalgeschlechtliche, halb- und ganzvivipare Typen nordischer Herkunft. Hereditas, Bd. VIII.
25. TURRILL, W. B. 1925. Species. Journ. of Bot., Vol. 63.
26. WETTSTEIN, F. VON. 1927. Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. Ergebnisse d. Biol., Bd. 2.
27. WINGE, Ö. 1926 a. Das Problem der JORDAN-ROSEN'schen *Erophila*-Kleinarten. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 14.
28. — 1926 b. Artskrydsningsproblemer i Planteriget. Beretning om Nord. Jordbrugsforsk. Foren. tredie Kongres, Oslo.
29. — 1928. Arvelighedslære paa eksperimentelt og cytologisk Grundlag. København.

# ECOTYPICAL SELECTION IN SIBERIAN DACTYLIS GLOMERATA L.

BY *GÖTE TURESSON*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

MAN'S influence upon the plant world in nature is by no means limited to the vegetation as a whole or to plant communities; he also changes, directly or indirectly, voluntarily or involuntarily, the original composition of many species populations. This is especially evident in the group of species which is used as herbage plants. Large parts of the natural distribution area of such plants as *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, the clovers, etc. are no longer occupied by original populations. These have been utterly altered through man's activity, or wholly supplanted by commercial strains foreign to the districts in question.

While the study of the influence of man upon vegetation and plant communities is of long standing the study of species populations from this point of view has just started. Nevertheless, the results already obtained from the work on semi-natural populations, for instance by WILLIAMS on red clover (WILLIAMS 1927), by GREGOR and SANSOME on various grasses (GREGOR and SANSOME 1927), and by STAPLEDON on *Dactylis glomerata* (STAPLEDON 1928), are of great importance not only from a genetical point of view but also for the understanding of the mechanism of ecotypical change involving biotic factors. The three main types of *Dactylis glomerata* habitats, for instance, considered by STAPLEDON, viz. (1) temporary leys, (2) old swards, and (3) waste places, hedges and thickets are peopled by different populations. The temporary leys are chiefly inhabited by early and rapid growing individuals of lax hay type, the old swards are colonised by pasture and other dense and in the main late forms, while waste places, hedges and thickets harbour populations which in general character are intermediate between those of the temporary leys and the old swards. The biotic factor responsible in this case for the ecotypical selection — man's control of his grazing animal — is thus seen to be strong enough to segregate the species population into strains, or groups of strains, which show very marked habitat relationships.

Now, it is a deplorable fact that in many districts the original and indigenous habitat types, or the ecotypes, of so many of our common species already have become exterminated or radically changed as to composition through the influence of man. This is true not only of herbage species but also, for instance, of such habitat types in Sweden as the maritime ecotypes of *Silene venosa*, *Plantago major*, *Leontodon*

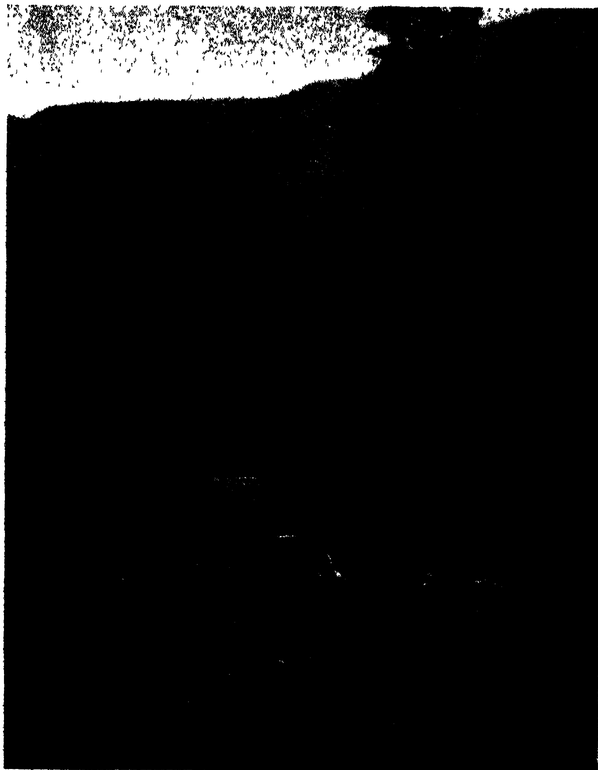


Fig. 1. The valley of Kygy, about 15 km. from Lake Teletskoje in East-Altai. Inhabited by *Dactylis glomerata* No. 104. (Photo july 1927).

*autumnalis*, *Matricaria inodora*, *Cirsium arvense*, etc. which already to a great extent have become mixed with »man-made» weed types of the same species. However, in the last mentioned cases we are still able, in some places, to trace the steps of the change — one of the most interesting changes ecologically, no doubt — but in the case, for instance, of *Dactylis glomerata* populations in Europe few opportunities, if any, now remain for such analyses with the possible exception of

the European shade ecotype of the species (*Dactylis glomerata* var. *lobata* DREJ. = *D. Aschersoniana* GRÆBN.; see TURESSON 1922).

Since *Dactylis glomerata* belongs to the species which in large parts of the world already have been turned into cultivation, gen-ecological analyses of populations of this species from environments still untouched by man would seem to be of considerable interest. Such

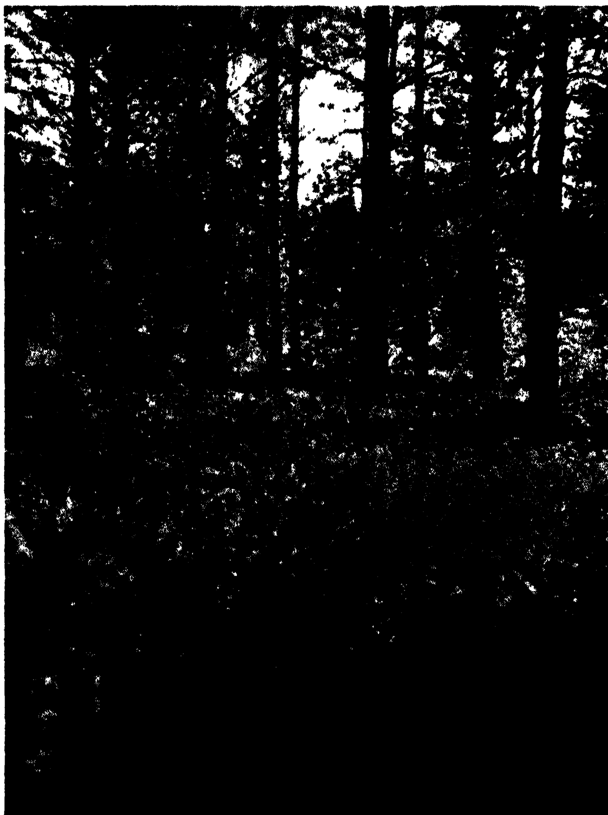


Fig. 2. Dry, open *Pinus silvestris* forest on the left bank of Bija in the vicinity of Biisk. Inhabited by *Dactylis glomerata* No. 105. (Photo august 1927).

analyses would also contribute to our knowledge of the nature of the wild type material from which man draws when he »improves» a species population to suit his needs. For the purpose of a closer study of these and related problems seed collections from wild *Dactylis glomerata* populations were made in Siberia on my journey in this country in 1927. The present report contains the results of the cultivations of these collections.

# I. MATERIAL AND METHODS.

The Siberian series analysed (Field Nos. 104 and 105 in the tables) come from the southern part of the country; No. 104 from the East-Altaian mountain range (about 450 m. sup. m.) and No. 105 from the vicinity of the Russian town Biisk in the outskirts of the Altai. *Dactylis glomerata* is distributed in the wooded parts all over the district; in the deep, moist forests (the »taiga») of the mountain range proper, as well as in the drier, sandy *Pinus silvestris* forests of the foreland. Mature seed of No. 104 was collected on august 15 in the valley of the Kygy (see fig. 1), a small river discharging itself into

TABLE 1. *The growth-form of the populations investigated.*

| Population | | | Percentage of different growth-forms | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Field No. | Locality | Number | Lax hay | Cup | Tussock | Pasture |
| 104 | Siberia | 492 | 100,0 | — | — | — |
| 105 | » | 465 | 99,1 | 0,9 | — | — |
| 5051 | D. Olsgaard | 55 | 100,0 | — | — | — |
| 5088 | Tschernigow | 139 | 99,3 | — | 0,7 | — |
| 5057 | Tardus | 134 | 86,6 | 1,5 | 11,2 | 0,7 |
| 5085 | Kola | 19 | 94,7 | — | 5,3 | — |

Lake Teletskoje, the great, wonderful lake of East-Altai. The cocksfoot grass grows here in virgin *Pinus cembra* forest together with such plants as *Aconitum læve* ROYLE, *Cimicifuga foetida* L., *Delphinium elatum* L., *Heracleum dissectum* LEDEB., *Pleurospermum uralense* HOFFM., etc., and reaches the imposing height of 2,5 m. Mature seed of No. 105 was collected on august 22 in the open and sandy *Pinus silvestris* forest (see fig. 2) on the left bank of the Bija in the vicinity of Biisk. It occurs here abundantly in untouched forests together with *Galium boreale* L., *Geranium pratense* L., *Orobus lathyroides* L., *Pulmonaria mollissima* KERNER, *Spiræa filipendula* L., *Trifolium lupinaster* L., etc., and reaches a height of at the most 1,4 m.

The climatical conditions in the two localities differ considerably although the air-line distance is less than 300 km. The differences in amount of rainfall, especially, are noticeable. While precipitation in East-Altai amounts to 938 mm. annually (mean of 7 years, measured at Andobinski Priisk) a yearly rainfall of only 457 mm. is recorded



**Fig. 3. Cultivated individuals of the East-Altaian type, No. 104 (left) and the Altaian foreland type, No. 105 (right). The black and white part of the stick 60 cm.**

TABLE 2. *The plant height.*

| Population | | | Percentage of plants in the following height classes (in cm.) | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Field No. | Locality | Number | 51—60 | 61—70 | 71—80 | 81—90 | 91—100 | 101—110 | 111—120 | 121—130 | 131—140 | 141—150 | 151—160 | 161—170 | 171—180 | M | m ± | σ |
| 104 | Siberia ...... | 492 | — | — | — | — | 1,0 | — | 2,0 | 4,7 | 15,2 | 30,7 | 29,5 | 14,2 | 2,6 | 148,0 | 0,62 | 13,37 |
| 105 | » ...... | 465 | — | — | — | 0,6 | 3,4 | 11,0 | 19,4 | 30,3 | 21,7 | 10,5 | 2,8 | 0,2 | — | 124,8 | 0,63 | 14,03 |
| 5057 | Tardus ...... | 134 | 0,7 | — | — | — | 6,0 | 22,4 | 31,3 | 28,4 | 9,7 | 1,5 | — | — | — | 116,3 | 1,07 | 12,33 |
| 5051 | D. Olsgaard | 55 | — | — | — | — | — | 3,6 | 10,9 | 32,7 | 30,9 | 16,4 | 5,5 | — | — | 131,2 | 1,55 | 11,52 |
| 5088 | Tschernigow | 139 | — | — | — | — | 2,2 | 6,5 | 15,8 | 44,6 | 24,5 | 6,5 | — | — | — | 125,2 | 0,90 | 10,56 |
| 5085 | Kola ........... | 19 | — | — | — | — | 10,5 | 21,0 | 42,0 | 21,0 | 5,4 | — | — | — | — | 113,9 | 2,34 | 10,21 |

Diff.: 104— 105: 23,2 ± 0,89; D/m = 26,2
» 104—5057: 31,7 ± 1,23; » = 25,7
» 104—5051: 16,8 ± 1,67; » = 10,0
» 104—5088: 22,8 ± 1,09; » = 20,9
» 104—5085: 34,1 ± 2,42; » = 14,1

Diff.: 105—5057: 8,5 ± 1,24; D/m = 6,9
» 105—5051: — 6,4 ± 1,68; » = 3,8
» 105—5088: — 0,4 ± 1,48; » = 0,3
» 105—5085: 10,9 ± 2,43; » = 4,5

Diff.: 5057—5051: — 14,9 ± 1,88; D/m = 7,9
» 5057—5088: — 8,9 ± 1,39; » = 6,4
» 5057—5085: 2,4 ± 2,57; » = 0,9

Diff.: 5051—5088: 6,0 ± 1,79; D/m = 3,3
» 5051—5085: 17,3 ± 2,81; » = 6,2

Diff.: 5088—5085: 11,3 ± 2,51; » = 4,5



**Fig. 4. Cultivated individuals of No. 104 (left) and Danish Olsgaard (right).**

TABLE 3. *The length of the panicle.*

| Population | | | Percentage of plants in the following panicle length classes (in cm.) | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Field No. | Locality | Number | 4,1—6,0 | 6,1—8,0 | 8,1—10,0 | 10,1—12,0 | 12,1—14,0 | 14,1—16,0 | 16,1—18,0 | 18,1—20,0 | 20,1—22,0 | 22,1—24,0 | 24,1—26,0 | 26,1—28,0 | 28,1—30,0 | M | m ± | σ |
| 104 | Siberia ...... | 492 | — | 0,6 | 0,9 | 5,3 | 17,7 | 24,4 | 26,2 | 12,2 | 7,5 | 3,0 | 1,8 | 0,2 | 0,4 | 16,31 | 0,150 | 3,33 |
| 105 | » ...... | 465 | — | — | 0,9 | 3,4 | 15,5 | 23,0 | 25,6 | 17,2 | 8,6 | 4,1 | 1,1 | 0,6 | — | 16,73 | 0,147 | 3,16 |
| 5057 | Tardus ...... | 134 | 1,4 | 6,7 | 15,7 | 31,3 | 25,4 | 15,7 | 3,0 | 0,7 | — | — | — | — | — | 11,70 | 0,226 | 2,61 |
| 5051 | D. Olsgaard | 55 | 1,8 | 14,5 | 27,3 | 38,2 | 7,3 | 7,3 | 3,6 | — | — | — | — | — | — | 10,42 | 0,344 | 2,55 |
| 5088 | Tschernigow | 139 | 2,9 | 10,1 | 45,3 | 25,9 | 8,6 | 5,8 | 1,4 | — | — | — | — | — | — | 10,11 | 0,195 | 2,29 |
| 5085 | Kola ......... | 19 | — | 5,3 | 52,6 | 15,8 | 15,8 | 10,5 | — | — | — | — | — | — | — | 10,47 | 0,513 | 2,23 |

Diff.: 104 – 105: — 0,42 ± 0,210; D/m = 2,0
» 104—5057: 4,61 ± 0,271; » = 17,0
» 104—5051: 5,89 ± 0,375; » = 15,7
» 104—5088: 6,20 ± 0,246; » = 25,2
» 104—5085: 5,84 ± 0,534; » = 11,0

Diff.: 105—5057: 5,03 ± 0,269; D/m = 18,7
» 105—5051: 6,31 ± 0,374; » = 16,9
» 105—5088: 6,62 ± 0,244; » = 27,1
» 105—5085: 6,26 ± 0,533; » = 11,7

Diff.: 5057—5051: 1,28 ± 0,411; D/m = 3,1
» 5057—5088: 1,59 ± 0,298; » = 5,3
» 5057—5085: 1,23 ± 0,560; » = 2,2

Diff.: 5051—5088: 0,31 ± 0,395; D/m = 0,8
» 5051—5085: — 0,05 ± 0,617; » = 0,1

Diff.: 5088—5085: — 0,36 ± 0,548; D/m = 0,7



Fig. 5. Cultivated individuals of No. 104 (left) and Tardus (right).

at Biisk. The differences in temperature are not so marked; the annual mean of the january temperature is — 15,6° C. at Biisk and — 17,5° C. at Andobinski Priisk, the mean of the july temperature is 19,1° C. and 18,0° C. respectively (see further FICKELER 1925 a and b).

In order to contrast the two Siberian wild populations with populations of more known type some commercial strains have been included in the experiments, viz. Danish Olsgaard (No. 5051) and Tardus (No. 5057), a Weibullsholm selection. A few strains of extreme earliness have also been grown together with the series, viz. No. 5088 (received in 1927 under the marking No. 118 from the Sagorowsky Experimental Station in the gouvernement of Tschernigow), and 5085 (received in

TABLE 4. *The number of leaves per straw (mean of 3 straws per plant).*

| Population | | | Percentage of plants with following number of leaves per straw | | | | | | | | | | | M | m ± | σ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Field No. | Locality | Number | 3 | 3 1/3 | 3 2/3 | 4 | 4 1/3 | 4 2/3 | 5 | 5 1/3 | 5 2/3 | 6 | 6 1/3 | | | |
| 104 | Siberia ...... | 55 | — | — | — | 10,9 | 12,7 | 25,5 | 23,6 | 5,5 | 12,7 | 7,3 | 1,8 | 4,92 | 0,081 | 0,596 |
| 105 | » ...... | 55 | — | 1,8 | 5,5 | 43,6 | 21,8 | 18,2 | 5,5 | 1,8 | 1,8 | — | — | 4,27 | 0,057 | 0,426 |
| 5051 | D. Olsgaard | 55 | — | 5,5 | 12,7 | 29,1 | 16,4 | 14,5 | 12,7 | 7,3 | 1,8 | — | — | 4,33 | 0,076 | 0,567 |
| 5088 | Tschernigow | 55 | 3,6 | 7,3 | 16,4 | 40,0 | 18,2 | 3,6 | 10,9 | — | — | — | — | 4,06 | 0,065 | 0,478 |

Diff.: 104— 105: 0,65 ± 0,099; D/m = 6,6
» 104—5051: 0,59 ± 0,111; » = 5,3
» 104—5088: 0,86 ± 0,103; » = 8,3

Diff.: 105—5051: — 0,06 ± 0,096; D/m = 0,6
» 105—5088: 0,21 ± 0,086; » = 2,4
Diff.: 5051—5088: 0,27 ± 0,100; D/m = 2,7

1927 under the marking No. 2873 from the Murmansk Station, Kola). Sowings of the different series were made in boxes in fall 1927. The seedlings were transplanted in cold frames in 1928 and then planted out with wide spacing (30 cm. × 45 cm.) during the summer and grown in the experimental field under conditions as uniform as possible for all the series. The definite notes and measurements were made in the summer 1929 when the plants had reached full size and development.

The considerable space required for the growing of the material discussed in this paper has been kindly provided by the Weibullsholm Plant Breeding Station. Acknowledgment is also made to Mr. K. I. E. GRANHALL for his careful assistance in the work.

## II. RESULTS OF THE CULTIVATIONS.

The critical and thorough studies of STAPLEDON on *Dactylis* have revealed how diversified are the characteristics in which this species can vary. Before knowing anything of such characteristics, which are of crucial importance for the maintenance of a certain type in a particular habitat, the choice of the characters to be studied becomes almost a matter of taste. The following characteristics, however, have been thought in some way to be connected with habitat relationships and have therefore been selected: growth-form, plant height, length of panicle, number of leaves per straw, leaf width, time of panicle exsertion, time of anther exsertion.

Table 1 gives the classification of the material in growth-form groups. For details as to the characteristics of the six main vegetative growth-form groups distinguished by STAPLEDON and adopted in this paper (lax hay, dense hay, cups, tussocks, spreading pasture, and dense pasture) reference should be made to STAPLEDON's work. In spite of the considerable number of plants grown from the two Siberian habitats (492 individuals of No. 104, and 465 of No. 105) the homogeneity in these series as to growth-form is complete (No. 104), or almost complete (No. 105). They even agree in this respect to Danish Olsgaard and the Tschernigow series which, as commercial strains, no doubt have been subjected to repeated selection. Tardus is less pure as to type, and the Kola series would probably show greater variation with a greater number of individuals.

The data on the plant height are put together in table 2. No. 104 from the East-Altaian forest and mountain range is of special interest. In its natural habitat, as is stated before, the type reaches a height of 250 cm. Compared with the other cultivated types it also now breaks the record. Its maximum frequency lies around 150 cm., but the height class 171—180 cm. is reached. No. 105 from the sandy *Pinus silvestris* forests of the Altaian foreland, which never was seen to surpass 140 cm. in its natural habitats, has its maximum frequency in the height class 121—130 cm., but the height class 161—170 cm. is also reached. The change in the height growth in these series is easily understood when the differences in climatical conditions between the original habitats (continental, with heavy summer precipitation in the case of No. 104; continental, with relatively dry summer in the case of No. 105) and southernmost Sweden (with a climate of more maritime character) are remembered. That the height differences between

TABLE 5. *The leaf width.*

| Population | | | Percentage of plants with the following leaf width (in mm.) | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Field No. | Locality | Number | 5,1—6,0 | 6,1—7,0 | 7,1—8,0 | 8,1—9,0 | 9,1—10,0 | 10,1—11,0 | 11,1—12,0 | 12,1—13,0 | 13,1—14,0 | 14,1—15,0 | 15,1—16,0 | 16,1—17,0 | 17,1—18,0 | 18,1—19,0 | 19,1—20,0 | M | m ± | σ |
| 104 | Siberia ...... | 492 | — | — | 0,2 | 1,8 | 5,5 | 14,0 | 20,1 | 21,6 | 17,1 | 10,4 | 6,1 | 1,8 | 1,0 | 0,2 | 0,2 | 12,48 | 0,084 | 1,858 |
| 105 | » ...... | 465 | 0,2 | — | 1,3 | 5,2 | 12,0 | 24,5 | 23,0 | 15,3 | 8,4 | 5,8 | 3,2 | 0,6 | 0,2 | — | 0,2 | 11,48 | 0,085 | 1,838 |
| 5057 | Tardus ...... | 134 | 0,7 | 4,5 | 14,9 | 29,1 | 29,1 | 13,4 | 5,2 | 2,2 | — | 0,7 | — | — | — | — | — | 9,09 | 0,121 | 1,405 |
| 5051 | D. Olsgaard | 55 | 1,8 | — | 25,5 | 23,6 | 27,3 | 16,4 | 3,6 | 1,8 | — | — | — | — | — | — | — | 8,97 | 0,178 | 1,319 |
| 5088 | Tschernigow | 139 | 2,9 | 11,5 | 28,8 | 23,7 | 20,1 | 7,2 | 3,6 | 2,2 | — | — | — | — | — | — | — | 8,44 | 0,125 | 1,476 |
| 5085 | Kola ........ | 19 | — | 5,3 | 47,4 | 21,1 | — | 10,5 | 15,8 | — | — | — | — | — | — | — | — | 8,53 | 0,364 | 1,586 |

Diff.: 104 — 105: 1,00 ± 0,085; D/m = 11,8
» 104—5057: 3,39 ± 0,147; » = 23,1
» 104—5051: 3,51 ± 0,197; » = 17,8
» 104—5088: 4,04 ± 0,150; » = 26,9
» 104—5085: 3,95 ± 0,373; » = 10,6

Diff.: 105—5057: 2,39 ± 0,148; D/m = 16,1
» 105—5051: 2,51 ± 0,197; » = 12,7
» 105—5088: 3,04 ± 0,151; » = 20,1
» 105—5085: 2,95 ± 0,374; » = 7,9

Diff.: 5057—5051: 0,12 ± 0,215; D/m = 0,6
» 5057—5088: 0,65 ± 0,174; » = 3,7
» 5057—5085: 0,56 ± 0,384; » = 1,5

Diff.: 5051—5088: 0,53 ± 0,217; D/m = 2,4
» 5051—5085: 0,44 ± 0,405; » = 1,1

Diff.: 5088—5085: — 0,09 ± 0,385; D/m = 0,2

the two series, as well as the height differences between No. 104 and the rest of the cultivated populations, are statistically significant is seen from the values given in the table.

The measurements of the length of the panicle (table 3) reveal



**Fig. 6. Panicle types of cultivated individuals of No. 104 (upper row) and of Tardus (lower row).**

the fact that the two Siberian series considerably surpass the rest of the populations as to panicle length. While the D/m value for the Siberian populations is uncertain the difference between these two series, on the one hand, and the rest of the populations, on the other, is definitely proved, as seen from the table.

TABLE 6. *Time of panicle exsertion.*

| Population | | | Percentage of plants in panicle exertion (25/5—16/6) | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Field No. | Locality | Number | 1 (25/5) | 3 (27/5) | 5 (29/5) | 7 (31/5) | 9 (2/6) | 11 (4/6) | 13 (6/6) | 15 (8/6) | 17 (10/6) | 19 (12/6) | 21 (14/6) | 23 (16/6) | M | m ± | σ |
| 104 | Siberia ... .......... | 492 | — | — | — | — | 3,9 | 24,8 | 48,2 | 79,5 | 94,7 | 99,0 | 99,8 | 100,0 | 13,60 | 0,113 | 2,513 |
| 105 | » ............. | 465 | — | 0,2 | 0,4 | 2,2 | 13,3 | 36,1 | 66,0 | 82,6 | 94,4 | 98,7 | 99,8 | 100,0 | 12,69 | 0,138 | 2,970 |
| 5057 | Tardus ............. | 134 | — | — | — | — | 6,7 | 38,1 | 63,4 | 88,1 | 96,3 | 100,0 | — | — | 12,81 | 0,212 | 2,456 |
| 5051 | D. Olsgaard ......... | 55 | — | — | 3,6 | 14,5 | 61,8 | 96,4 | 100,0 | — | — | — | — | — | 8,96 | 0,209 | 1,549 |
| 5088 | Tschernigow ...... | 139 | 1,4 | 7,9 | 23,7 | 62,6 | 96,4 | 100,0 | — | — | — | — | — | — | 6,65 | 0,169 | 1,992 |
| 5085 | Kola ................ | 19 | 10,5 | 15,8 | 21,1 | 36,8 | 68,4 | 100,0 | — | — | — | — | — | — | 7,47 | 0,692 | 3,015 |

Diff.: 104— 105: 0,91 ± 0,178; D/m = 5,1
» 104—5057: 0,79 ± 0,241; » = 3,3
» 104—5051: 4,64 ± 0,238; » = 19,5
» 104—5088: 6,95 ± 0,203; » = 34,2
» 104—5085: 6,13 ± 0,701; » = 8,7

Diff.: 105—5057: — 0,12 ± 0,253; D/m = 0,5
» 105—5051: 3,73 ± 0,250; » = 14,9
» 105—5088: 6,04 ± 0,218; » = 27,7
» 105—5085: 5,22 ± 0,705; » = 7,4

Diff.: 5057—5051: 3,85 ± 0,298; D/m = 12,9
» 5057—5088: 6,16 ± 0,271; » = 22,7
» 5057—5085: 5,34 ± 0,724; » = 7,4

Diff.: 5051—5088: 2,31 ± 0,269; D/m = 8,6
» 5051—5085: 1,49 ± 0,723; » = 2,1

Diff.: 5088—5085: — 0,82 ± 0,712; D/m = 1,2

As to the number of (green) leaves per straw (table 4) No. 104 again shows superiority. That the difference in this respect between No. 104 and the rest of the populations measured must be considered real is sufficiently proved by the calculated D/m values.

Table 5 gives the results of the measurements of the leaf width in the populations investigated. The leaf width refers here to the basal part of the uppermost leaf on the straw, and the mean of three leaves per plant has been taken. The leaf width of the Siberian series is seen markedly to exceed that of the rest of the populations. No. 104 has the broadest leaves. The differences between No. 104 and No. 105 is $1,_{00} \pm 0,_{085}$ mm., D/m being $11,_{8}$, this difference must be considered as definitely proved.

As to the determining of the differences in earliness two ways of procedure have been followed, viz. the recording of panicle exsertion (taken when the lowermost spikelets in at least three inflorescences have just emerged) and of anther exsertion (taken when fully exserted anthers are found in at least three inflorescences). Table 6 contains the data on panicle exsertion, giving for intervals of two days the percentage of plants with exserted panicles. M, then, states the mean day of exsertion, calculated with May 25 as the first day. Danish Olsgaard and the Tschernigow and Kola series are, as expected, the earliest ones, while between the Siberian series and Tardus only slight differences are found. The difference between No. 105 and Tardus is $0,_{12} \pm 0,_{253}$, with $D/m = 0,_{5}$. The existent difference, if any at all, is rather small, while a real difference between No. 104 and 105 ($D/m = 5,_{1}$), as well as between No. 104 and Tardus ($D/m = 3,_{3}$), must be considered as sufficiently proved. The data on anther exsertion (table 7), arranged in the same way as the data on panicle exsertion, run on the whole parallel to these.

It should be pointed out that the strains grown together with the Siberian types probably include some of the earliest *Dactylis* strains existing. The Tschernigow and the Kola strains, no doubt, represent the very extreme in this respect. However, they have all been selected on account of their earliness, a character commercially of great importance. That also the Siberian wild series, as well as Tardus, must be classified as early becomes evident when it is remembered that the dense types of hay, cups, tussocks and the pasture types, altogether absent in the Siberian series and only sparsedly found in Tardus, are all throughout later than the lax types of the species (see also STAPLEDON 1928).

TABLE 7. *Time of anther exsertion.*

| Population | | | Percentage of plants in anther exertion (15/6—8/7) | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Field No. | Locality | Number | 2 (16/6) | 4 (18/6) | 6 (20/6) | 8 (22/6) | 10 (24/6) | 12 (26/6) | 14 (28/6) | 16 (30/6) | 18 (2/7) | 20 (4/7) | 22 (6/7) | 24 (8/7) | M | m ± | σ |
| 104 | Siberia .............. | 492 | — | — | — | — | — | — | 0,4 | 62,2 | 75,4 | 95,3 | 98,0 | 100,0 | 16,51 | 0,097 | 2,150 |
| 105 | » .............. | 465 | — | — | 0,6 | 4,5 | 4,5 | 5,8 | 11,4 | 86,2 | 93,1 | 98,5 | 99,6 | 100,0 | 15,02 | 0,104 | 2,248 |
| 5057 | Tardus .............. | 134 | — | — | — | 14,2 | 14,2 | 14,9 | 25,4 | 90,3 | 93,3 | 99,3 | 100,0 | — | 14,12 | 0,265 | 3,067 |
| 5051 | D. Olsgaard......... | 55 | — | — | 21,8 | 56,4 | 56,4 | 56,4 | 81,8 | 100,0 | — | — | — | — | 10,09 | 0,472 | 3,502 |
| 5088 | Tschernigow ...... | 139 | 2,2 | 24,5 | 81,3 | 94,2 | 94,2 | 94,2 | 97,8 | 100,0 | — | — | — | — | 5,73 | 0,205 | 2,422 |
| 5085 | Kola .................. | 19 | 10,5 | 15,8 | 47,4 | 63,2 | 63,2 | 73,7 | 100,0 | — | — | — | — | — | 8,05 | 1,011 | 4,406 |

Diff.: 104— 105: 1,49 ± 0,142; D/m = 10,4
» 104—5057: 2,39 ± 0,282; » = 8,5
» 104—5051: 6,42 ± 0,482; » = 13,3
» 104—5088: 10,78 ± 0,227; » = 47,5
» 104—5085: 8,46 ± 1,016; » = 8,3

Diff.: 105—5057: 0,90 ± 0,285; D/m = 3,2
» 105—5051: 4,93 ± 0,484; » = 10,2
» 105—5088: 9,29 ± 0,230; » = 40,4
» 105—5085: 6,97 ± 1,016; » = 6,9

Diff.: 5057—5051: 4,03 ± 0,541; D/m = 7,4
» 5057—5088: 8,39 ± 0,335; » = 25,0
» 5057—5085: 6,07 ± 1,045; » = 5,8

Diff.: 5051—5088: 4,36 ± 0,515; D/m = 8,5
» 5051—5085: 2,04 ± 1,116; » = 1,8

Diff.: 5088—5085: —2,32 ± 1,032; D/m = 2,2

## SUMMARY.

1. Apart from the agronomic importance of their characteristics as to type (lax hay type combined with earliness), leaf width (greater leaf mass), panicle length (greater seed production), and hardiness (greater resistance to low winter temperature) the two Siberian wild populations must be said to represent

2. Well defined ecotypes which differ in important particulars from all other investigated *Dactylis* types and show marked relationships to their Siberian habitats.

3. Inhabiting woody regions of continental type of climate both belong to the early, lax hay group. No. 104, from the moist East-Altaian forest range, is the tallest of the two types; it has also a greater number of leaves per straw and is somewhat later than the other. This type (No. 105), through its lower height, smaller number of leaves per straw and greater earliness, seems well adjusted to the *Pinus silvestris* forests of the drier and warmer Altaian foreland.

## LITERATURE CITED.

1. FICKELER, P. 1925 a. Der Altai. Eine Physiogeographie. — Petermanns Mitteil. Ergänzungsheft Nr. 187.
2. — 1925 b. Das Ob-Irtysch-System. — Festschrift ERICH VON DRYGALSKI z. 60. Geburtstag. München und Berlin.
3. GREGOR, J. W. and SANSOME, F. W. 1927. Experiments on the genetics of wild populations. Part I. Grasses. — Journ. Genetics, Vol. 17.
4. STAPLEDON, R. G. 1928. Cocksfoot grass (*Dactylis glomerata* L.): Ecotypes in relation to the biotic factor. — Journ. Ecology, Vol. 16.
5. TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. — Hereditas, Bd. III.
6. WILLIAMS, R. D. 1927. Red clover investigations. — Welsh Plant Breeding Station Bull. Series H. No. 7.

# CONTRIBUTIONS TO THE GENETICS OF BARLEY

## III. DEVELOPMENT OF THE LATERAL FLORETS

BY *OLOF TEDIN*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

IN a previous paper by H. and O. TEDIN (1926) the results were presented of a cross between the hulled, two-rowed barley variety *Prinsess* and a naked six-rowed variety. In this cross it was possible to demonstrate a linkage between the factor *Z*, determining the difference between sterile and fertile lateral florets, and a height factor, *H*. Further, there was some indication that in families segregating in *Z*, the *Zz*-segregates were in average higher than *ZZ* and *zz* segregates. In order to study closer this apparent »stimulating effect» of the heterozygosity of a single factor, several crosses between two-rowed and six-rowed barleys have been studied. The difference in height to be demonstrated is, however, very small in comparison with the general variation in the material, thus definite results of this investigation may never be obtained, at least not in another two or three years. In studying several crosses between two-rowed and six-rowed barleys, however, we have obtained a large amount of data regarding the inheritance of fertile lateral florets, and a short survey of the results concerning this character may be of some interest.

The cross between *Prinsess* barley and the naked six-rowed variety gave a clear-cut monohybrid segregation in two-rowed and six-rowed, no constant *intermedium* occurring. Thus we concluded (TEDIN 1926) that one single factor, *Z*, determined the question of sterile or fertile lateral florets, and we tried to explain the dihybrid scheme of v. UBISCH (1917, 1919, 1923) by different classification. Further the factor *T* was introduced. In *ZZ* lines (two-rowed barley) *T* is necessary for the »normal» development of the lateral rudiments, in *ZZtt*-plants these rudiments are extremely small; the type resembles *deficiens* and was called *subdeficiens*.

In several of the crosses studied since 1926, however, we have obtained constant types with some fertile, lateral florets, constant *inter-*

*medium*. Thus our experience is now in full agreement with the results of v. UBISCH, as well as with those of HARLAN and HAYES (1920) and of GRIFFEE (1925), which all have observed the occurrence of constant *intermedium*. For the factor causing the difference between two-rowed and this *intermedium* we use the symbol *W* of v. UBISCH. Thus: *ZW* = two-rowed, *Zw* = *intermedium*, *zW* and *zw* = six-rowed.

Some of the new crosses have given further evidence of the existence and effect of the factor *T*, and it has also been possible to study the effect of *T*, as well as of *W* on the heterozygote *Zz*. One cross that is of special interest may be dealt with in some detail.

In the cross between *subdeficiens* (*ZZWWtt*) and a *tetrastichum* variety, *Vega*, the first generation was of the common intermediate type. In $F_2$ the classification was practically impossible, since evidently *ZZww*-plants occurred, which could not with certainty be distinguished from *ZzWW*-heterozygotes. The progeny of 174 $F_2$-plants was grown in $F_3$. Among the $F_3$ families some were pure *tetrastichum*, others pure *intermedium*, others again pure *subdeficiens*, but no families of »normal» two-rowed occurred. From this it was evident, that the constitution of *Vega* must be *zzwwtt*. It was further observed, that in families segregating in *Z* the *Zz*-heterozygote was of quite a different type in different families. In such families where all *ZZ*-individuals were of *subdeficiens*-type (*tt*) the *Zz*-plants had very poorly developed lateral florets. In fact, in most cases only the occurrence of a minute bristle at the end of the glumes indicated the heterozygosity. The ears resembled those of »normal» two-rowed, or even *subdeficiens*. In such families where all *ZZ*-segregates were *intermedium* the *Zz*-plants, on the contrary, had comparatively strongly developed lateral florets. In some cases all these florets were fertile, but the influence of *tt* was noticeable, and they never reached the same size as in the *ZzWWTT*-plants observed in other crosses. Finally, in the families heterozygous in *W* as well as in *Z*, the classification was just as impossible in $F_2$. Here the *ZZWwtt*-plants had lateral florets of about the same size and development as *ZzWWtt*-plants, resembling normal two-rowed (*ZZWWTT*). Further, the double heterozygotes *ZzWwtt* had about the same development of the lateral florets as known from other crosses to be characteristic of *ZzWWTT*, and they were intermediate between *ZzWWtt* and *Zzwwtt*. Only the pure six-rowed, *zz*-plants, could with certainty be distinguished from the other types.

All of the 174 families of this cross could be readily classified as to the type of segregation, thus a complete analysis of 174 $F_2$-plants

was obtained. Table 1 gives the types of families, the genetical constitution of the corresponding $F_2$-plants, numbers obtained and expected, and D/m. As can be seen the experimental figures fit the hypothesis rather well.

TABLE 1. *$F_3$-analysis of the cross subdeficiens* × *Vega.*

| Segregation-type of family | Constitution of $F_2$-plant | Number of families | | |
|---|---|---|---|---|
| | | expected | found | D/m |
| Constant *subdeficiens* | *ZZWWtt* | 10,875 | 11 | 0,04 |
| Segreg. in *subdef.* and *intermedium* | *ZZWwtt* | 21,750 | 18 | 0,86 |
| Constant *intermedium* | *ZZwwtt* | 10,875 | 8 | 0,90 |
| Segreg. in *subdefic.*, »low-fertility» *Zz* and six-row | *ZzWWtt* | 21,750 | 27 | 1,20 |
| Segreg. in all possible types | *ZzWwtt* | 43,500 | 43 | 0,09 |
| Segreg. in *intermedium*, »high fertility» *Zz* and six-row | *Zzwwtt* | 21,750 | 18 | 0,86 |
| Constant six-row | *zztt*.. | 43,500 | 49 | 0,96 |
| Total number of families | | 174.000 | 174 | — |

Another *tetrastichum* variety, *01201*, has been crossed with *subdeficiens* and proved to have the same constitution as *Vega*, *zzwwtt*. *Vega* as well as *01201* have been crossed with a variety of two-rowed barley, obtained from the Australian station Cowra. This variety has a »normal two-rowed» development of the lateral florets, and by the results of the crosses its constitution was found to be *ZZWWTT*. In the crosses »*Cowra*» × *Vega* and »*Cowra*» × *01201* it has been impossible to make a thourough classification, not only in $F_2$ but even in $F_3$. $F_2$ offers a continuous series of types from *subdeficiens*, *ZZWWtt*, over normal two-rowed, *ZZWWTT* and the heterozygotes *ZzWWtt* and *ZZWwtt* to the heterozygotes *ZzWWTT*, *ZzWwTT* and *ZzwwTT*. The latter type has the lateral florets very strongly developed, nearly always fertile and it is often to be distinguished from true *tetrastichum* only by the short and weak awns of the lateral florets.

In $F_3$ all the expected types of families were obtained. Due to the similarity between plants of different constitution, many $F_3$-families, however, could not be classified as to segregation type. Some families, finally, showed an apparent segregation, not to be expected upon the hypothesis. In some families there occurred plants with lateral florets so strongly developed, that they had to be classified as *ZzwwTT*. But no typical constant *intermedium*, *ZZwwTT* was found

in the same families. This may be explained to some extent by the small number of individuals in each family, remembering that the heterozygote mentioned should occur twice as often as the homozygote. In some cases this explanation is insufficient, however, to account for the just mentioned discrepancy between the types found among the *Zz* and the *ZZ* plants, nor other similar discrepancies either. In these cases the classification has been even more difficult than usual, every transient stage between *subdeficiens* and the high fertility *Zz* being represented.

We do not believe, that the failure to classify $F_2$ and $F_3$ of the last mentioned crosses, nor the apparent aberrant segregation in some families, invalidate the hypothesis that three factors, *Z*, *W* and *T* influence the development of the lateral florets. The discrepancies may be explained by difficulties in classification.

These difficulties, however, do not depend only upon the mass of phenotypes, caused by the simultaneous segregation of the three factors mentioned, but they are also greatly increased by modifiers. When $F_4$ and $F_5$ of the »*Cowra*»-crosses were studied it became quite evident that still more factors than *Z*, *W* and *T* must be involved. In families, that evidently were *ZZww*, i. e. constant *intermedium*, there was such a wide variation in the development of the lateral florets, that it could not be explained only by segregation in *T*. There was not only a wide variation within each family, also the families were different, hardly any two of them showing the same mean of development of the lateral florets. In some cases, where all *ZZ* segregates were *intermedium* with a high degree of fertility of the lateral florets, it was even difficult to distinguish between some *Zz*-plants and the pure six-rowed *zz*: in some cases plants classified as *Zz* proved, by analysis of the next generation, to be *zz*, and vice versa.

It is quite possible, that not all the »modifiers» have such a small effect upon the development of the lateral flowers, that they should correctly be classified as »modifiers». If only the two crosses with »*Cowra*» had been studied, it would have been impossible to recognize and analyse properly the factor *T*, perhaps even *W*, these factors would then have been included in the large group of »modifiers». It is possible, that if the analysis had been carried still further, some of the so called modifiers had »come out clear» just as *W* and *T* in some crosses, and still a couple of symbols should then have to be added to the number of factors in barley. Since such an analysis seems to be of comparatively small interest, and since the main issue of the

work was the study of the relation of plant height to the factor *Z*, we have made no attempts to analyse in detail any more factors.

The study here presented offers an interesting instance of the development of the analytical work on a certain character. The first cross gives a simple monohybrid segregation, the following ones introduce two others factors, that may be readily analysed, but finally so many factors are found to be involved, that no further analysis is possible. With our experience we are inclined to state, that the inheritance of fertile lateral florets in some cases may represent a typical case of quantitative inheritance. A large number of factors influences the character, and even if a considerable difference exists between the effects of these factors, it would probably be hard to make a clear distinction between »main factors» and »modifiers» for this character (comp. TEDIN 1925, page 280).

One of the factors, *Z*, is, however, qualitatively different from the others. The important fact is not, that its effect is the greatest, but we have never been able, in all our material, to find any appreciable influence of the other factors upon the fertility of the lateral florets of *zz*-plants. It seems, as if *zz* alone caused the highest possible fertility of the lateral florets, fixing at the same time this fertility beyond the reach of influence of other factors. On the other hand, all other factors, increasing the development of the lateral florets, together with *ZZ* seem to give a type readily distinguishable from *zz*. Thus *Z* may rightly be denoted as »the main factor for fertile lateral florets», whereas *W* and *T*, although they have a considerable effect, belong to another class of factors, which probably grades down to insignificant modifiers.

## SUMMARY.

1. The inheritance of fertile lateral florets in barley has been studied on an extensive scale. Three factors influencing this character, known already from earlier investigations, have been studied, viz. *Z*, *W* and *T*. Further, the existence of an unknown number of modifiers, influencing this character, has been demonstrated.

2. The effects of the different factors may be characterized in the following way:

a. *Z* is the main factor influencing the character studied, *zz* individuals always having fully fertile and fully bearded lateral florets, the development of which does not seem to be influenced to any appreciable extent by the other factors.

b. In *ZZ* individuals the degree of the development and the fertility of the lateral florets is greatly varying, but they are always unbearded or, perhaps, in some cases a few flowers have somewhat pointed awns. *W* decreases, *w* increases this fertility, thus *ZZWW* individuals have always sterile lateral florets, in *ZZww* they are more or less fertile. *T* increases, *t* decreases the size of the lateral florets, and in *ZZww*, *t* seems to decrease their fertility, but in *ZZWW*, *T* alone does not cause fertility.

c. Also in *Zz* individuals the degree of fertility is varying, but there is always at least some trace of a beard. In *ZzWWtt* no fertile lateral florets have been found; the beard is reduced to a minute bristle. In *ZzWWTT* the florets are occasionally fertile, in *Zzwwtt* and *ZzwwTT* this fertility is higher and also the beard is better developed, although usually not fully. If modifiers favoring the development of the lateral florets are accumulated in a *ZzwwTT*-individual the beard of these florets may be so well developed, that the individual becomes almost indistinguishable from *zz*.

## LITERATURE CITED.

1. GRIFFEE, F. 1925. Correlated inheritance of botanical characters in barley and manner of reaction to *Helminthosporium sativum*. — Journal agricultural research 30: 915—938.
2. HARLAN, H. V. and HAYES, H. K. 1920. Occurrence of the fixed intermediate, *Hordeum intermedium haxtoni*, in crosses between *Hordeum vulgare pallidum* and *Hordeum distichum palmella*. — Journal agricultural research 19: 575—591.
3. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. — Hereditas VI: 275—386.
4. TEDIN, H. and O. 1926. Contributions to the genetics of barley. I: Type of spike, nakedness and height of plant. — Hereditas VII: 151—160.
5. UBISCH, G. v. 1917. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. — Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-lehre, 17: 120—152.
6. — 1919. II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. — Ibid. 20: 65—117.
7. — 1923. IV. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. — Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft. 41: 79—84.